

# Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von Samenpflanzen in Kalkmagerrasen.

## I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb.

PETER POSCHLOD & ANNE-KATHRIN JACKEL

Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie, Fachgebiet Landschaftsökologie und Vegetationskunde, Universität Hohenheim, Postfach 700562, D-W-7000 Stuttgart 70, Deutschland

Accepted: September 18, 1992

## The dynamics of the generative diaspore bank of calcareous grassland plants.

### I. Seasonal dynamics of diaspore rain and diaspore bank in two calcareous grassland sites of the Suebian Alb.

#### Summary

The seasonal dynamics of diaspore rain (seed rain) and diaspore bank in the soil (seed bank) in two different calcareous grassland sites on the Suebian Alb (South Germany) was investigated. The first site, the "Dachswiesle", is mowed once a year in August, the vegetation is a Mesobrometum. The second site, "Leimberg", was grazed until quite recently. The vegetation is a Gentiano-Koelerietum. The composition of diaspore rain and diaspore bank represents almost exclusively the actual vegetation on these sites. The number of diaspores present in the soil at both sites in spring was 6000 to 7000/m<sup>2</sup>.

The seasonal dynamics of diaspore rain and bank in the soil and the distribution of the diaspores in upper and lower soil layers allowed the classification of species in the following groups (Fig. 3, Tab. 5):

Type 1a: Species with dispersal during the vegetation period; diaspores without innate dormancy and only in the upper soil layer during the vegetation period; persistence: transient (< 1 year); e.g. *Briza media*, *Bromus erectus* (Fig. 4).

Type 1b: Species with dispersal during vegetation period, diaspores with innate dormancy (broken line; drawn line; e.g.: *Polygala amarella*, *P. comosa* a.o.); species with dissemination at the end of the vegetation period or in winter, diaspores without or with innate dormancy (dotted line; e.g.: *Carlina vulgaris*, *Cirsium acaule*, Fig. 6; *Pimpinella saxifraga*, Fig. 7); only in the upper soil layer from the beginning of dispersal until spring; persistence: transient (< 1 year).

Type 2a: Species with dispersal during the vegetation period, diaspores without innate dormancy and with few exceptions only in the upper soil layer during the whole year with a maximum in the vegetation period, persistence: transient (1 to 2 years); e.g.: *Scabiosa columbaria* (Fig. 9).

Type 2b: Species with dispersal during the vegetation period, diaspores with innate dormancy (broken line; drawn line; e.g.: *Euphrasia rostkoviana*); species with dispersal at the end of the vegetation period or in winter, diaspores with or without innate dormancy (dotted line; e.g.: *Asperula cynanchica*; Fig. 11); with few exceptions only in the upper soil layer during the whole year with a maximum from the beginning of dissemination until spring; persistence: transient (1 to 2 years).

Type 3a: Like 2a, but dormancy of diaspores can be enforced by unfavourable environmental factors; high numbers of diaspores in the upper bottom layers compared to the number in lower soil layers; maximum in the upper soil layers during vegetation period; persistence: persistent (some years to some decades); e.g.: *Lotus corniculatus* (Fig. 12), *Ranunculus bulbosus*.

Type 3b: Like 2b, but dormancy of diaspores can be enforced by unfavourable environmental factors; high numbers of diaspores in the upper soil layers compared to the number in lower soil layers; maximum in the upper bottom layers from the beginning of dispersal until spring; persistence: persistent (some years to some decades); e.g.: *Hippocrepis comosa*, *Plantago media* (Fig. 13).

Type 4: Species with dissemination during vegetation period or until spring, diaspores with or without innate dormancy, dormancy can be enforced or induced by unfavourable environmental factors; high numbers of diaspores in the lower soil layers with no or hardly any recognizable maximum in the upper soil layer; persistence: persistent (some decades); e.g.: *Carex flacca* (Fig. 14, 15), *Linum catharticum* (Fig. 16), *Potentilla neumanniana* (Fig. 17).

The comparison of populations of the same species on both sites show no great differences in the persistence of the diaspore bank. There are only differences in the timing of the maximum of diaspores in the upper bottom layer during the year, depending on the seasonal dynamics of diaspore rain (Fig. 4, 5, 8, 9, Tab. 4, 5).

Key words: diaspore rain, diaspore bank, seed rain, seed bank, calcareous grassland

## 1. Einleitung

Diasporenbanken in Böden als ein Teil der Vegetation sind außerhalb von Agroökosystemen vergleichsweise bisher nur gering in Betracht gezogen bzw. untersucht worden. Dabei sind sie bei der Betrachtung vegetationsdynamischer Aspekte (FISCHER 1987) und Aspekte des Schutzes und Erhalts von pflanzlichen Lebensgemeinschaften (PFADENHAUER & MAAS 1987, VAN DER VALK & PEDERSON 1989, POSCHLOD 1991b u. a.) von großer Bedeutung. So läßt sich daraus die Entwicklung der Vegetation in den ersten Jahren nach Störungen oder nach Managementmaßnahmen – auf Kalkmagerrasenstandorten bspw. nach Rodungen, Entbuschungsmaßnahmen u. a. – vorhersagen (FISCHER 1987). Dabei müssen generative (Früchte, Samen, Sporen) – in der Literatur bisher meist unter dem Begriff „Samenbanken“ behandelt – und vegetative Diasporenbanken (Rhizome u. a.) unterschieden werden (POSCHLOD 1991a, URBANSKA 1992). Hier soll im folgenden die generative Diasporenbank von Samenpflanzen betrachtet werden.

Untersuchungen über die Typisierung von Diasporenbanktypen lassen verschiedene Ansätze zu. Dazu wurden aber bisher immer nur einzelne Aspekte untersucht.

Einmalige Probenahmen lassen nur Aussagen über die momentane Zusammensetzung der Diasporenbank zu. Interpretationen der Dauerhaftigkeit von Diasporenbanken können dadurch nicht gewonnen werden. Nur bei vergleichenden Untersuchungen von Flächen mit datierbarem Nutzungswechsel und damit wechselndem Artenbestand – auf Kalkmagerrasen Brachfallen und Verbuschen bzw. Aufforstungsmaßnahmen – kann die Überlebensfähigkeit v. a. von Arten mit dauerhaften Diasporenbanken abgeschätzt werden (POSCHLOD et al. 1991).

Durch das kontrollierte Vergraben von Diasporen und Überprüfung der Keimfähigkeit nach beliebigen Zeiträumen kann die Dauerhaftigkeit sehr genau datiert werden (TOOLE & BROWN 1946, KIVILAAN & BANDURSKI 1981). Allerdings sind solche Untersuchungen für mehrere Arten sehr zeitaufwendig und Ergebnisse kurzfristig

nur von Arten mit kurzlebigen Diasporenbanken zu erwarten.

So wurden von THOMPSON & GRIME (1979) vorübergehende bzw. dauerhafte Diasporenbanktypen aufgrund der jahreszeitlichen Dynamik der Diasporenbank definiert. Weitere Autoren (SCHENKEVELD & VERKAAR 1983, 1984, GRAHAM & HUTCHINGS 1988a, b) ergänzten diese Untersuchungen für einzelne Arten von Kalkmagerrasenstandorten.

Bei allen diesen Untersuchungen wurde aber vernachlässigt, daß die Dynamik der Diasporenbank im Boden eine Funktion mehrerer Faktoren ist. Der erste Faktor ist der Eintrag von Diasporen auf die Bodenoberfläche bzw. dessen jahreszeitliche Dynamik. Dies wurde im Zusammenhang mit der jahreszeitlichen Dynamik der Diasporenbank bisher nicht berücksichtigt. Ein weiterer Faktor ist die Dormanzstruktur der Diasporen, die den Aufbau einer Diasporenbank beeinflusst (GRIME 1989, MAAS 1989). Die Tiefenverlagerung in den Boden hängt neben biologischen und bodenphysikalischen Prozessen vor allem von der Größe der Diasporen ab. Schließlich wird die Größe der tiefenverlagerten Diasporenbank durch physiologischen Tod, Krankheitsbefall (Pilze u. a.), Fraß (Käferlarven) und fehlgeschlagene Keimung beeinflusst (SIMPSON et al. 1989, vgl. POSCHLOD 1991a).

Aus diesem Grunde werden in dieser Untersuchung die jahreszeitliche Dynamik von Diasporenbank und Diasporenregen nebeneinander erfaßt (Teil 1) und daraus Diasporenbanktypen abgeleitet.

Keimungsbiologische Untersuchungen und morphologische Daten der Diasporen ausgewählter Kalkmagerrasenarten ergänzen diesen Ansatz (POSCHLOD & BEIER in Vorb.) und helfen bei der Interpretation der Ergebnisse. Kontrollierte Vergrabungsexperimente der Diasporen einzelner Arten und die Überprüfung der Keimfähigkeit und der Dormanzstruktur nach bestimmten Zeiträumen lassen Aussagen über das Schicksal der Diasporen im Boden zu (POSCHLOD & HAHN in Vorb.).

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Lage und Nutzungsgeschichte der Untersuchungsflächen

Das Untersuchungsgebiet liegt am Albtrauf der Schwäbischen Alb auf der Gemarkung Gruibingen (Naturraum Randhöhen der mittleren Alb, Filsalb). Beide Untersuchungsflächen, das sog. „Dachswiesle“ und der „südliche Abhang des oberen Leimberg“ sind nur durch einen schmalen Streifen eines Fichtenforstes getrennt. Ihre Lage ist südost- bzw. südexponiert.

Das „Dachswiesle“ ist einer der wenigen erhaltenen „Mäher“ (einmalige Mahd/Jahr im Spätsommer) der Schwäbischen Alb. „Mäher“ waren früher auf der Alb weit verbreitet, häufig im Wechsel mit der Nutzung durch Schafbeweidung (MATTERN 1985). Im Oberflächenrelief erkennbare Ackerterrassen deuten auch auf eine ehemalige Ackernutzung hin (Feld-Gras-Wirtschaft). Seit 1964 ist die Fläche im Besitz des Schwäbischen Heimatbundes und wurde 1972 zum Naturschutzgebiet erklärt. Seit dieser Zeit wird die Fläche entsprechend der früheren Nutzung durch den Pflgetrupp der Bezirksstelle für Naturschutz des Regierungsbezirks Stuttgarts einmal jährlich im Spätsommer, meist Ende August/Anfang September gemäht. Im Untersuchungsjahr wurde die Fläche Anfang September gemäht.

Der „südliche Abhang des Oberen Leimberg“, im weiteren als „Leimberg“ bezeichnet, ist Teil eines ehemaligen Schaftriebweges. Heute wird die Fläche nicht mehr beweidet. Pflegemaßnahmen finden nur in Form gelegentlicher Entbuschungsmaßnahmen statt. Verbrachungstendenzen sind in der Krautschicht bisher nicht zu erkennen.

### 2.2. Vegetation und Böden der Untersuchungsflächen

Pflanzensoziologisch kann die Vegetation der Untersuchungsfläche „Dachswiesle“ als Mesobrometum BR. BL. ap. SCHERR. 25 bezeichnet werden. Neben *Bromus erectus* und *Holcus lanatus* prägen den phänologischen Aspekt der Fläche *Centaurea jacea*, *Linum catharticum*, *Onobrychis viciifolia* (Relikt der ehemaligen ackerbaulichen Nutzung?), *Trifolium pratense* und zahlreiche Orchideen wie *Anacamptis pyramidalis*, *Gymnadenia conopsea*, *Orchis militaris* u. a. (vgl. Tab. 1). Der Boden ist eine Fließerdedecke aus Kalksteinbraunlehm und Kalksteinschutt.

Pflanzensoziologisch kann die Vegetation der Untersuchungsfläche „Leimberg“ als Gentiano-Koelerietum KNAPP 42 ex BORNK. 60 bezeichnet werden. Neben *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Briza media* und *Carex flacca* prägen *Asperula cynanchica*, *Cirsium acaule*, *Euphorbia cyparissias*, *E. verrucosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Rhinanthus glacialis* und *Thymus pulegioides* den phänologischen Aspekt der Fläche (vgl. Tab. 1). Als Besonderheit kommt hier *Parnassia palustris* vor, die die Wechsell Trockenheit charakterisiert. Im Untersuchungsjahr kam sie nur in sehr wenigen Exemplaren zur Blüte. Der Boden ist hier ebenso eine Fließerdedecke aus Kalksteinbraunlehm und Kalksteinschutt. Der Boden ist flachgründig und durch einen hohen Tonmergelanteil wechsell trocken. In der Nomenklatur der Arten folgen wir EHRENDORFER (1973).

### 2.3. Erfassung des Diasporenregens

Der Diasporenregen wurde mit Hilfe von Trockenfallen (vgl. FISCHER 1987) erfaßt. Diese waren Kunststofftrichter mit einem oberen Durchmesser von 10 cm, einem unteren Durchmesser von 2,5 cm und einer Höhe von 10 cm. Am unteren Ende wurde ein Kunststoffnetz mit 0,1 mm Maschenweite mit einem Gummiband befestigt. Die Fallen wurden oberflächennah im Erdboden so eingesetzt, daß ein darunterliegender Hohlraum eine ausreichende Entwässerung der Fallen auch nach Starkregen gewährleistete. Jede Falle entsprach einer Fangfläche von 79 cm<sup>2</sup>. Insgesamt wurden 15 Fallen über jede Untersuchungsfläche (200 m<sup>2</sup> innerhalb des Bestandes) verteilt aufgestellt. Dies entspricht einer gesamten Fangfläche von ca. 0,12 m<sup>2</sup> (vgl. 2.4.).

Die Diasporenfallen konnten erst am 10. 4. 1990 installiert werden. Der Zeitraum der Erfassung des Diasporenregens lief deshalb vom 24. 4. 1990 bis 22. 3. 1991. Die Diasporenfallen wurden bis Ende November in 14tägigen Abständen entleert. Danach erfolgte die Leerung je nach Schneelage unregelmäßig. Die Diasporen wurden mit Hilfe eines gesammelten Vergleichsherbars bestimmt, in manchen Fällen wurden BERTSCH (1941) und BEIJERNICK (1947) zur Bestimmung herangezogen.

### 2.4. Erfassung der Diasporenbank

Die Diasporenbank wurde mit Hilfe der Auflaufmethode erfaßt. Dazu wurden vom 1. 3. 1990 bis zum 11. 12. 1990 in vierwöchigem Abstand Proben entnommen. Zwei weitere Termine lagen am 27. 2. und 22. 3. 1991. Dazwischen war wegen der Schneelage keine Probenahme möglich. Pro Untersuchungsfläche (200 m<sup>2</sup> innerhalb des Bestandes) und Probenahmetermin wurden 25 Proben à 50 cm<sup>2</sup> mit einem Wurzelbohrer (Durchmesser 8 cm) entnommen. Dies entspricht einer Gesamtfläche von 0,125 m<sup>2</sup>. Jeder Bohrkern wurde in zwei Schichten (0–2 cm, 2–6,5 cm) aufgeteilt, um kurzfristige, oberflächliche Diasporenbanken von langfristigeren, vergrabenen trennen zu können (vgl. FISCHER 1987, BAKKER 1989).

Die Proben wurden nach ihrer Entnahme im Labor gekrümelt und vegetative Pflanzenreste entfernt. Danach wurden die Proben einer Fläche zu einer Mischprobe vereinigt, in Pflanzschalen über einem Bewässerungsvlies in ca. 2–3 cm Dicke ausgebracht und im Freiland kultiviert (vgl. POSCHLOD et al. 1991). Die Proben wurden während ihrer Exposition gelegentlich getrocknet und neu gekrümelt. Alle Proben des Jahres 1990 wurden bis Juni 1991 kultiviert, die des Jahres 1991 bis September 1991. Danach mußte der Versuch aus Platzgründen abgebrochen werden.

Die Bestimmung der Keimlinge erfolgte durch den Vergleich mit Keimlingen gleichzeitig angesetzter Keimungsversuche, gelegentlich mit Hilfe von MÜLLER (1978). In Zweifelsfällen wurden nicht bestimmbare Keimlinge ausgetopft und bis zur „Bestimmungsreife“ kultiviert.

Tabelle 1. Artenliste der Versuchsflächen auf den Standorten „Dachswiesle“ und „Leimberg“.

V – Vorkommen; D – Deckung nach BRAUN-BLANQUET (1964); R – Reproduktion (g – im Untersuchungsjahr blühend und fruchtend; g\* – Art bildete Blütenknospen aus, kam aufgrund der großen Trockenheit aber nicht mehr zur Blüte; v – im Untersuchungsjahr nur vegetativ auf den Versuchsflächen auftretend); Dr – im Diasporenregen erfaßt; Db – in der Diasporenbank erfaßt (Tiefe 0–2 cm bzw. 2–6,5 cm).

Artname	Dachswiesle					Leimberg				
	V	(D/R)	Dr	Db		V	(D/R)	Dr	Db	
				0–2	2–6,5				0–2	2–6,5
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	g	×	–	–	–	–	–	–	–
<i>Arrhenatherum elatius</i>	+	g	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Avenula pubescens</i>	+	g	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Brachypodium pinnatum</i>	+	g	×	×	–	2	g	×	×	×
<i>Briza media</i>	1	g	×	×	–	1	g	×	–	×
<i>Bromus erectus</i>	3	g	×	×	×	2	g	×	×	×
<i>Cynosurus cristatus</i>	r	g	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Festuca ovina</i>	2	g	–	×	×	2	g	×	×	×
<i>Holcus lanatus</i>	+	g	×	×	–	2	g	×	×	×
<i>Poa pratensis</i>	+	g	–	×	×	–	–	–	×	×
<i>Trisetum flavescens</i>	1	g	×	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carex caryophyllea</i>	+	g	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Carex flacca</i>	2	g	×	×	×	2	g	×	×	×
<i>Carex montana</i>	+	g	×	–	–	2	g	–	–	–
<i>Carex ornithopoda</i>	+	g	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Acer campestre</i>	+	v	–	–	–	+	v	–	–	–
<i>Achillea millefolium</i>	–	–	–	–	–	+	v	–	–	–
<i>Agrimonia eupatoria</i>	–	–	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Ajuga genevensis</i>	–	–	–	–	–	r	g	–	–	–
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	1	g	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Anthyllis vulneraria</i>	1	g	×	×	–	–	–	–	–	–
<i>Asperula cynanchica</i>	–	–	–	–	×	+	g	×	×	×
<i>Aster amellus</i>	+	g	–	–	–	+	g	×	–	–
<i>Bellis perennis</i>	+	g	–	×	×	–	–	–	×	×
<i>Betonica officinalis</i>	–	–	–	–	–	r	g	–	–	–
<i>Betula spec.</i>	–	–	×	–	–	–	–	×	–	–
<i>Buphthalmum salicifolium</i>	1	g	–	×	×	1	g	×	×	×
<i>Campanula patula</i>	+	–	–	×	–	–	–	–	–	–
<i>Campanula rotundifolia</i>	+	g	–	×	×	+	g	–	×	×
<i>Carlina acaulis</i>	+	g	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Carlina vulgaris</i>	–	–	–	–	–	1	g	×	×	–
<i>Centaurea jacea</i>	1	g	×	×	×	2	g	×	×	×
<i>Cerastium brachypetalum</i>	+	g	–	×	×	–	–	–	–	×
<i>Cirsium acaule</i>	+	g	–	×	–	2	g	×	×	×
<i>Colchicum autumnale</i>	1	g	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Daucus carota</i>	+	g	–	×	×	+	g	–	×	×
<i>Euphorbia cyparissias</i>	+	g	–	–	–	2	g	–	×	×
<i>Euphorbia verrucosa</i>	+	g	–	–	–	+	g	×	×	×
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	+	g	×	×	–	+	g	×	×	×
<i>Galium mollugo</i>	–	–	–	–	–	+	g	–	×	–
<i>Galium verum</i>	–	–	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Gentiana verna</i>	+	g	–	–	–	1	g	×	–	–
<i>Gentianella germanica</i>	–	–	–	–	–	+	g	×	–	–
<i>Gymnadenia conopsea</i>	+	g	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Gymnadenia odoratissima</i>	–	–	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Helianthemum nummularium</i>	1	g	×	×	×	1	g	–	×	×
<i>Hippocrepis comosa</i>	1	g	–	×	×	+	g	×	×	×
<i>Hypericum perforatum</i>	–	–	–	–	–	+	g	–	×	×

Tabelle 1. Fortsetzung.

Artname	Dachswiesle					Leimberg				
	V	(D/R)	Dr	Db		V	(D/R)	Dr	Db	
				0–2	2–6,5				0–2	2–6,5
<i>Juniperus communis</i> S	–	–	–	–	–	1	g	–	–	–
<i>Knautia arvensis</i>	+	g	–	×	×	–	–	–	×	×
<i>Lathyrus pratensis</i>	+	v	–	–	×	–	–	–	–	–
<i>Leontodon hispidus</i>	+	g	×	×	×	1	g	×	×	×
<i>Leucanthemum vulgare</i>	+	g	×	×	×	1	g	–	×	×
<i>Ligustrum vulgare</i> S	–	–	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Linum catharticum</i>	+	g	×	×	×	1	g	×	×	×
<i>Listera ovata</i>	+	g	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Lotus corniculatus</i>	1	g	×	×	×	1	g	×	×	×
<i>Medicago lupulina</i>	+	g	×	×	×	+	g	–	×	×
<i>Myosotis arvensis</i>	–	–	–	×	–	–	–	–	–	–
<i>Onobrychis viciifolia</i>	2	g	×	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ononis repens</i>	1	g	–	–	–	1	g	×	×	–
<i>Orchis militaris</i>	+	g	–	–	–	+	g	–	–	–
<i>Parnassia palustris</i>	–	–	–	–	–	+	g*	–	×	×
<i>Pimpinella saxifraga</i>	–	–	–	×	–	1	g	×	×	×
<i>Plantago lanceolata</i>	1	g	×	×	×	1	g	×	×	×
<i>Plantago media</i>	1	g	×	×	×	1	g	×	×	×
<i>Platanthera bifolia</i>	+	g	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Polygala amarella</i>	+	g	×	×	–	+	g	×	×	×
<i>Polygala comosa</i>	1	g	×	×	×	1	g	×	×	×
<i>Potentilla neumanniana</i>	+	g	–	–	×	–	–	–	×	×
<i>Primula veris</i>	2	g	×	×	×	–	–	–	–	×
<i>Prunella grandiflora</i>	+	g	×	×	×	+	g	×	×	×
<i>Ranunculus bulbosus</i>	2	g	×	×	×	+	g	×	×	×
<i>Rhinanthus glacialis</i>	–	–	–	–	–	1	g	×	×	×
<i>Rhinanthus minor</i>	1	g	×	×	×	–	–	–	–	–
<i>Rosa corymbifera</i> S	–	–	–	–	–	1	g	–	×	×
<i>Salvia pratensis</i>	1	g	×	×	×	–	–	–	–	–
<i>Sanguisorba minor</i>	+	g	×	×	×	+	g	×	×	×
<i>Scabiosa columbaria</i>	2	g	×	×	×	+	g	×	×	×
<i>Senecio jacobaea</i>	+	g	–	×	–	+	g	×	–	–
<i>Taraxacum officinale</i>	+	g	×	×	×	+	–	×	×	×
<i>Thymus pulegioides</i>	+	g	×	×	×	1	g	×	×	×
<i>Tragopogon orientalis</i>	1	g	×	–	–	–	–	–	–	–
<i>Trifolium campestre</i>	+	g	–	×	×	–	–	–	–	–
<i>Trifolium dubium</i>	–	–	–	×	–	–	–	–	–	–
<i>Trifolium pratense</i>	1	g	×	×	×	+	g	–	–	–
<i>Trifolium repens</i>	+	g	–	×	×	–	–	–	–	–
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	g	–	×	–	–	–	–	–	–
<i>Vicia cracca</i>	+	v	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Viola canina</i>	+	g	–	–	–	–	–	–	–	–

Außerdem am Leimberg folgende Gehölzkeimlinge: *Carpinus betulus* v, *Fagus sylvatica* v, *Fraxinus excelsior* v, *Picea abies* v, *Pinus sylvestris* v.

3. Ergebnisse

3.1. Diasporenregen

Mit Hilfe der Diasporenfallen konnten nur etwas über 50 % der in der aktuellen Vegetation vorkommenden Arten erfaßt werden (Tab. 2; vgl. auch Tab. 1).

Tabelle 2. Artenzahlen in aktueller Vegetation, in der Diasporenbank und im Diasporenregen der beiden Untersuchungsflächen „Dachswiesle“ (Dw) und „Leimberg“ (Lb).

Standort	Dw	Lb
Gesamtartenzahl (aktuelle Vegetation, Diasporenbank, Diasporenregen)	76	74
Artenzahl, nur in aktueller Vegetation vorkommend	68	65
– Anzahl generativ sich reproduzierender Arten (in Klammern davon Anzahl Orchideen)	65 (5)	58 (5)
– Anzahl nur vegetativ sich reproduz. Arten	3	7
Artenzahl, sowohl in aktueller Vegetation, als auch in Diasporenbank und Diasporenregen vorkommend	28	29
Artenzahl, in akt. Veg. und Diasporenbank vork.	45	39
Artenzahl, nur in Diasporenbank vorkommend	5	6
Artenzahl, nur in akt. Veg. und Diasporenregen vork.	33	33
Artenzahl, nur in Diasporenregen vorkommend	1	1

Bleiben die Orchideen und Arten, die im Untersuchungszeitraum nicht zur Reproduktion kamen, dabei unberücksichtigt, so sind dies auf dem Dachswiesle 55 %, auf dem Leimberg 62 % der Arten.

Der jahreszeitliche Verlauf des Diasporenregens ist auf den beiden Untersuchungsflächen aufgrund ihrer Nutzung unterschiedlich.

Auf dem Dachswiesle beginnt die Ausstreu im Laufe der Vegetationsperiode und schließt bei den meisten Arten mit einem Höhepunkt des Diasporenniederschlags Anfang September, verursacht durch die Mahd, (Abb. 1, Tab. 3) ab. Nur *Leucanthemum vulgare* hat seine Ausstreu vor der Mahd beendet. Von einigen Arten wurden nicht alle Fruchtbestände bei der Mahd erfaßt, so daß eine längere, aber sehr geringe Ausstreu bis in den Herbst (*Carex flacca*, Abb. 14; *Medicago lupulina*; *Plantago lanceolata*; *Ranunculus bulbosus*) oder sogar ins Frühjahr (*Centaurea jacea*) erfolgte. *Leontodon hispidus*,

*Lotus corniculatus* (Abb. 12) und *Prunella grandiflora* kamen nach der Mahd noch einmal zur Blüte und Reproduktion. Die Gesamtdiasporenverbreitungszeit betrug bei den meisten Arten weniger als 10 Wochen (Tab. 3).

Auf dem Leimberg zeigt der jahreszeitliche Verlauf des Diasporenniederschlags ein Maximum in den Monaten August und September und eine allmähliche Abnahme bis zum Frühjahr (Abb. 2, Tab. 3). Da während des Untersuchungszeitraumes keine Beweidung stattfand, gelangten die Diasporen nur durch Ausstreu, Abfallen und meteorologische Ereignisse auf die Bodenoberfläche.

Dabei lassen sich nach dem Verlauf der Diasporenausstreu sieben Gruppen unterscheiden (Tab. 3).

Die erste Gruppe wird durch *Carex flacca* (Abb. 15) gebildet, deren Ausstreu das ganze Jahr über andauert. Das Maximum liegt im Herbst und Winter.

Die zweite Gruppe beginnt mit der Ausstreu im späten Frühjahr, die im Sommer abgeschlossen ist (*Euphorbia cyparissias*; *Polygala amarella*). Die Gesamtdiasporenverbreitungszeit beträgt 2 (*Euphorbia cyparissias*) bzw. 11 Wochen (*Polygala amarella*).

Die dritte Gruppe beginnt und beendet ihre Ausstreu im Sommer. Dazu gehören *Euphorbia verucosa*, *Leucanthemum vulgare*, *Lotus corniculatus* und *Sanguisorba minor*. Die Gesamtdiasporenverbreitungszeit beträgt 4 bis 8 Wochen.

Die Arten der vierten Gruppe streuen ihre Diasporen vom Sommer bis Herbst (*Festuca ovina*; *Bupththalmum salicifolium*; *Centaurea jacea*; *Cirsium acaule*, Abb. 6; *Euphrasia rostkoviana*; *Hippocrepis comosa*; *Leontodon hispidus*; *Polygala comosa*; *Prunella grandiflora*; *Ranunculus bulbosus*; *Thymus pulegioides*). Die Gesamtdiasporenverbreitungszeit beträgt zwischen 9 und 18 Wochen.

Die fünfte Gruppe beginnt ihre Ausstreu im Sommer und beendet sie erst im Winter. Zu dieser Gruppe gehören die meisten Gräser (*Briza media*; *Bromus erectus*, Abb. 5; *Brachypodium pinnatum*), *Linum catharticum* (Abb. 16), *Plantago lanceolata*, *Plantago media* (Abb. 13), *Rhinanthus glacialis* und *Scabiosa columbaria* (Abb. 9). Die Gesamtdiasporenverbreitungszeit beträgt zwischen 23 und 34 Wochen.

*Asperula cynanchica* (Abb. 11) bildet die sechste Gruppe. Ihre Diasporenausstreu findet nur über kurze Zeit (2 Wochen) im Herbst statt.

Die Arten der siebten Gruppe streuen ihre Diasporen vom Herbst bis in den Winter (*Carlina vulgaris*; *Pimpinella saxifraga*, Abb. 7) aus. Die Dauer der Gesamtdiasporenverbreitung beträgt 18 (*Carlina vulgaris*) bzw. 20 Wochen (*Pimpinella saxifraga*).

Tabelle 3. Zeitraum und Dauer (in Wochen) des Diasporenregens der ausgewählten Arten auf den Standorten „Dachswiesle“ und „Leimberg“.

\* ... Diasporenregen dieser Art konnte mit Hilfe der Fallen nicht erfaßt werden, da nur wenige Exemplare auf der gesamten Untersuchungsfläche vorhanden; \*\* ... Art bildete Blütenknospen aus, kam wegen der großen Trockenheit aber nicht mehr zur Blüte.

Artname	Ausstreu (Wochen)	Leimberg
	Dachswiesle	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	*	31. 7.–11. 1. (23)
<i>Briza media</i>	17. 7.– 5. 9. (7)	3. 7.–27. 2. (34)
<i>Bromus erectus</i>	31. 7.– 5. 9. (5)	31. 7.–27. 2. (30)
<i>Festuca ovina</i>	*	3. 7.–25. 9. (12)
<i>Holcus lanatus</i>	31. 7.– 5. 9. (5)	–
<i>Asperula cynanchica</i>	–	5. 11.–22. 11. (2)
<i>Bupthalmum salicifolium</i>	*	27. 8.–22. 11. (12)
<i>Campanula rotundifolia</i>	*	*
<i>Carex flacca</i>	22. 5.–24. 10. (22)	24. 4.–27. 2. (44)
<i>Carlina vulgaris</i>	–	24. 10.–27. 2. (18)
<i>Centaurea jacea</i>	31. 7.–27. 2. (30)	5. 9.– 5. 11. (9)
<i>Cirsium acaule</i>	*	5. 9.– 5. 11. (9)
<i>Daucus carota</i>	*	*
<i>Euphorbia cyparissias</i>	–	19. 6.–29. 6. (2)
<i>Euphorbia verrucosa</i>	–	3. 7.–30. 7. (4)
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	*	14. 8.–22. 11. (14)
<i>Hippocrepis comosa</i>	*	14. 8.–24. 10. (10)
<i>Leontodon hispidus</i>	3. 7.– 5. 11. (18)	3. 7.–22. 11. (20)
<i>Leucanthemum vulgare</i>	3. 7.–14. 8. (6)	12. 7.–27. 8. (6)
<i>Linum catharticum</i>	3. 7.– 8. 10. (14)	14. 8.–11. 1. (21)
<i>Lotus corniculatus</i>	31. 7.–25. 9. (8)	31. 7.– 5. 9. (5)
<i>Medicago lupulina</i>	19. 6.–24. 10. (18)	*
<i>Parnassia palustris</i>	–	**
<i>Pimpinella saxifraga</i>	–	8. 10.–27. 2. (20)
<i>Plantago lanceolata</i>	3. 7.–24. 10. (16)	31. 7.–27. 2. (30)
<i>Plantago media</i>	3. 7.– 5. 9. (9)	14. 8.–27. 2. (28)
<i>Polygala amarella</i>	8. 5.– 5. 9. (17)	19. 6.– 5. 9. (11)
<i>Polygala comosa</i>	3. 7.– 5. 9. (9)	3. 7.–25. 9. (12)
<i>Potentilla neumanniana</i>	*	*
<i>Primula veris</i>	31. 7.– 5. 9. (5)	–
<i>Prunella grandiflora</i>	14. 8.–25. 9. (6)	14. 8.– 5. 11. (12)
<i>Ranunculus bulbosus</i>	3. 7.–24. 10. (16)	14. 8.– 5. 11. (12)
<i>Rhinanthus glacialis</i>	–	31. 7.–11. 1. (23)
<i>Rhinanthus minor</i>	3. 7.– 5. 9. (9)	–
<i>Sanguisorba minor</i>	*	3. 7.–14. 8. (6)
<i>Scabiosa columbaria</i>	3. 7.– 5. 9. (9)	14. 8.–11. 1. (21)
<i>Thymus pulegioides</i>	27. 8.– 5. 9. (1)	14. 8.–24. 10. (10)

Vergleicht man die Diasporenausstreu gleicher Arten auf beiden Untersuchungsflächen miteinander, so wird bei mehreren Arten deutlich, daß der Beginn der Diasporenausstreu auf dem „Dachswiesle“ bis zu fünf Wochen früher als auf dem „Leimberg“ begann. Dies war besonders bei *Centaurea jacea*, *Linum catharticum*, *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *P. media*, *Ranunculus bulbosus*, *Scabiosa columbaria* (Abb. 8, 9) und *Thymus pulegioides* auffällig.

3.2. Diasporenbank

Bei der Untersuchung der Diasporenbank konnten auf beiden Standorten ca. 60% der Arten der aktuellen Vegetation als keimfähige Diasporen im Boden nachgewiesen werden (Tab. 2, vgl. auch Tab. 1). Bleiben die Orchideen und Arten, die im Untersuchungszeitraum nicht zur generativen Reproduktion kamen, dabei unberücksichtigt, so sind dies auf dem „Dachswiesle“ sogar 75%, auf dem „Leimberg“ 74% der Arten.

Tabelle 4. Zeitraum des Diasporenregens und Diasporenbanktyp der ausgewählten Arten auf den Standorten „Dachwiesle“ (Dw) und „Leimberg“ (Lb).  
 Jz – Jahreszeiten, in der Diasporenausstreue erfolgt: FF – Frühjahr bis Frühjahr (das ganze Jahr über), FS – Frühjahr bis Sommer, FH – Frühjahr bis Herbst, S – Sommer, SH – Sommer bis Herbst, SW – Sommer bis Winter, H – Herbst, HW – Herbst bis Winter; Dbtyp – Diasporenbanktyp; \* – Diasporenregen bzw. Diasporenbanktyp dieser Art konnte mit Hilfe der gewählten Methoden nicht erfaßt bzw. definiert werden, da Anzahl der Diasporen in den Fallen bzw. im Boden zu gering. \*\* – Art bildete Blütenknospen aus, kam wegen der großen Trockenheit aber nicht mehr zur Blüte.

Artname	Ausstreue				Dbtyp	
	Dw		Lb		Dw	Lb
	Jz	D	Jz	D		
<i>Carex flacca</i>	FH	22	FW	44	4	4
<i>Euphorbia cyparissias</i>	–		FS	2	–	4
<i>Polygala amarella</i>	FS	17	FS	11	1b	1b
<i>Medicago lupulina</i>	FH	18	*		3a	4
<i>Euphorbia verrucosa</i>	–		S	4	–	4
<i>Leucanthemum vulgare</i>	S	6	S	6	4	3a
<i>Lotus corniculatus</i>	SH	8	S	5	3a	3a
<i>Primula veris</i>	S	5	–		3a	–
<i>Rhinanthus minor</i>	S	9	–		2a	–
<i>Sanguisorba minor</i>	*		S	6	*	4
<i>Festuca ovina</i>	*		SH	12	*	1a
<i>Buphthalmum salicifolium</i>	*		SH	12	*	3b
<i>Centaurea jacea</i>	SW	30	SH	9	1a	1b
<i>Cirsium acaule</i>	*		SH	9	*	1b
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	*		SH	14	*	2b
<i>Hippocrepis comosa</i>	*		SH	10	*	3b
<i>Leontodon hispidus</i>	SH	18	SH	20	1b	1b
<i>Polygala comosa</i>	S	9	SH	12	1b	1b
<i>Prunella grandiflora</i>	SH	6	SH	12	3b	*
<i>Ranunculus bulbosus</i>	SH	16	SH	12	3a	3a
<i>Thymus pulegioides</i>	S	1	SH	10	*	3b
<i>Brachypodium pinnatum</i>	*		SW	23	*	1b
<i>Briza media</i>	S	7	SW	34	1a	1b
<i>Bromus erectus</i>	S	5	SW	30	1a	1a
<i>Linum catharticum</i>	SH	14	SW	21	4	4
<i>Plantago lanceolata</i>	SH	16	SW	30	3a	2b
<i>Plantago media</i>	S	9	SW	28	3a	3b
<i>Rhinanthus glacialis</i>	–		SW	23	–	*
<i>Scabiosa columbaria</i>	S	9	SW	21	2a	2b
<i>Asperula cynanchica</i>	–		H	2	–	2b
<i>Carlina vulgaris</i>	–		HW	18	–	1b
<i>Pimpinella saxifraga</i>	–		HW	20	–	1b
<i>Holcus lanatus</i>	S	5	–		*	–
<i>Campanula rotundifolia</i>	*		*		*	2b
<i>Daucus carota</i>	*		*		4	4
<i>Parnassia palustris</i>	–		**		–	3b
<i>Potentilla neumanniana</i>	*		*		4	4

Der jahreszeitliche Verlauf der Diasporenbank zeigt im „Dachwiesle“ in der Schicht von 0–2 cm am Maximum von August bis November (Abb. 1). In der Schicht von 2–6,5 cm (Abb. 1) ist der Verlauf ausgeglichen mit einer leichten Abnahme, die auf die vergleichsweise kürzere Expositionszeit der letzteren Proben zurückzuführen ist. Am „Leimberg“ ist der Verlauf dagegen in beiden Schichten ausgeglichen, aus denselben Gründen wie oben ebenso mit einer leichten Abnahme im Laufe des Jahres (Abb. 2).

Angaben zur jahreszeitlichen Dynamik der Diasporenbank einzelner Populationen lassen sich nur von insgesamt 36 Arten der beiden Standorte machen. Dabei lassen sich, in Verbindung mit der Tiefenverteilung, vier Gruppen unterscheiden (vgl. Tab. 4; im folgenden werden die Standorte „Dachwiesle“ mit Dw und „Leimberg“ mit Lb abgekürzt):

Die Arten der Gruppe 1a besitzen eine Diasporenbank, die im Laufe der Vegetationsperiode nur kurze Zeit nachzuweisen ist. Die Diasporen sind fast nur in der oberen Schicht (0–2 cm) zu finden. Die wenigen tiefenverlagerten Diasporen sind ebenso nur kurzfristig nachweisbar. Dieser Gruppe lassen sich *Bromus erectus* (Dw, Abb. 4), *Festuca ovina* (Lb) und *Briza media* (Dw) zuordnen.

Die Arten der Gruppe 1b besitzen eine Diasporenbank, die über einen Zeitraum im Laufe der Vegetationsperiode bis zum Frühjahr auftritt, im Frühsommer aber nicht nachweisbar ist. Auch hier sind die Diasporen fast ausschließlich in der oberen Schicht (0–2 cm) zu finden, und die wenigen tiefenverlagerten Diasporen zeigen die gleiche jahreszeitliche Dynamik. Diesen Verlauf zeigen *Brachypodium pinnatum* (Lb), *Bromus erectus* (Lb, Abb. 5), *Carlina vulgaris* (Lb), *Centaurea jacea* (Dw, Lb), *Cirsium acaule* (Lb, Abb. 6), *Leontodon hispidus* (Dw, Lb), *Pimpinella saxifraga* (Lb, Abb. 7), *Polygala amarella* (Dw, Lb) und *P. comosa* (Dw, Lb).

Die Arten der Gruppen 2a (*Rhinanthus minor*, Dw, Abb. 10; *Scabiosa columbaria*, Dw, Abb. 8) bzw. 2b (*Asperula cynanchica*, Lb, Abb. 11; *Campanula rotundifolia*, Lb; *Euphrasia rostkoviana*, Lb; *Plantago lanceolata*, Lb; *Scabiosa columbaria*, Lb, Abb. 9) lassen sich in der Diasporenbank in der oberen Bodenschicht das ganze Jahr über mit einem deutlichen Maximum während der Vegetationsperiode bzw. vom Ende der Vegetationsperiode bis zum Frühjahr nachweisen. In der unteren Schicht (2–6,5 cm) sind meist keine oder nur wenige Arten während und nach der Hauptverbreitungszeit zu finden.

Die Arten der Gruppe 3a (*Leucanthemum vulgare*, Lb; *Lotus corniculatus* Dw, Abb. 12, Lb; *Medicago lupulina*, Dw; *Plantago lanceolata*, Dw; *Primula veris*, Dw; *Ranunculus bulbosus*, Dw, Lb) bzw. 3b (*Buphthalmum salicifolium* Lb; *Hippocrepis comosa*, Lb; *Parnassia palustris*, Lb; *Plantago media*, Lb, Abb. 13; *Prunella grandiflora*, Dw; *Thymus pulegioides*, Lb) zeigen ein ähnliches Muster wie die Arten der Gruppen 2, doch



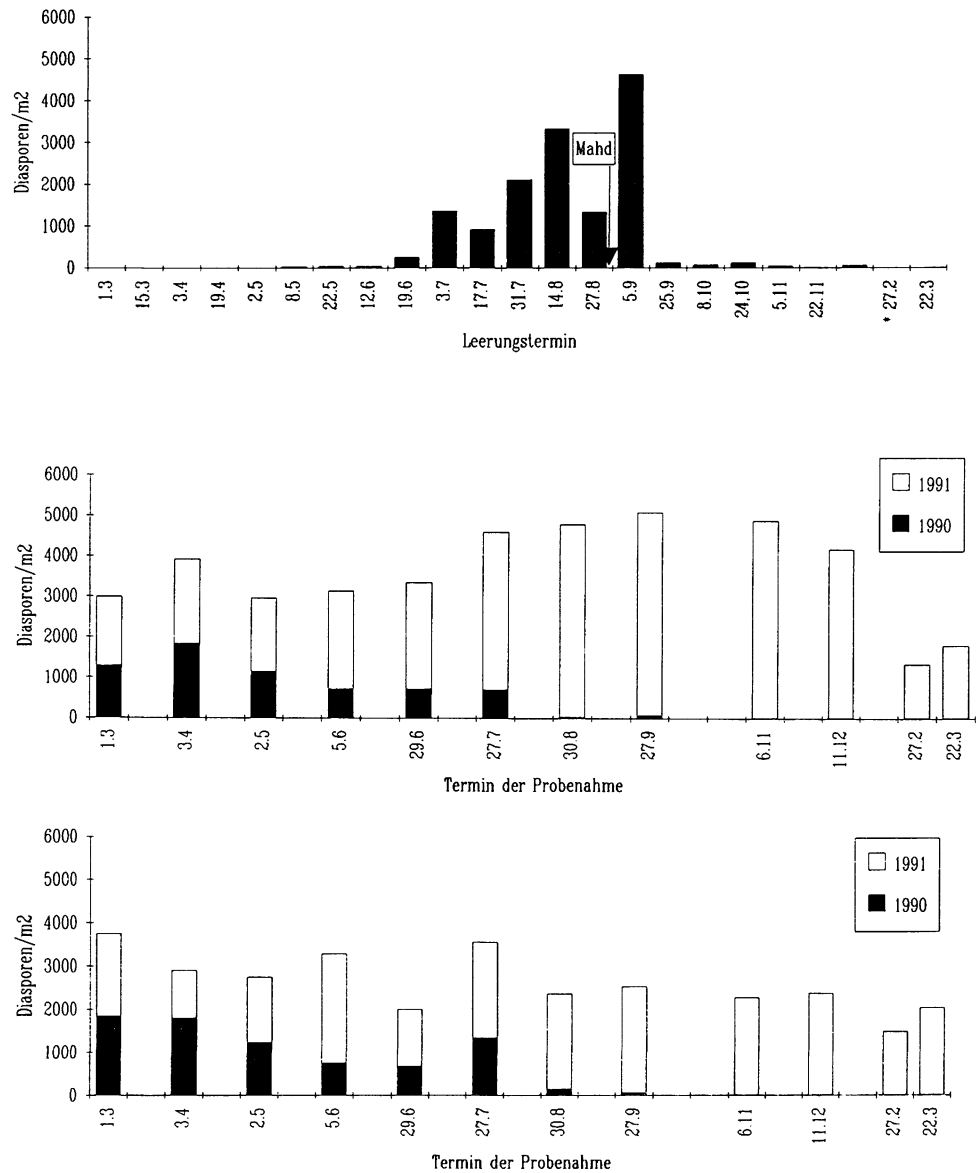


Abb. 1. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6.5 cm; unten) auf dem Standort Dachswiese.  
Diasporenbank: schwarz – Anzahl der im Jahr 1990 aufgelaufenen Keimlinge, weiß – Anzahl der im Jahr 1991 aufgelaufene Keimlinge.

sind hier das ganze Jahr über auch in den tieferen Bodenschichten Diasporen nachweisbar, wenn auch in geringerer Menge als in den oberen Bodenschichten.

Die Arten der Gruppe 4 sind ebenso das ganze Jahr über in der Diasporenbank nachweisbar. Hier ist aber die Anzahl der Diasporen in beiden Schichten meist gleich hoch oder in der tieferen Schicht sogar wesentlich höher (z. B. *Potentilla neumanniana*, Abb. 17). Meist ist ein Maximum nur undeutlich oder überhaupt nicht (z. B.

*Carex flacca*, Abb. 14, 15) ausgeprägt, und die Anzahl keimfähiger Diasporen im Boden ist vergleichsweise sehr hoch (z. B. *Carex flacca*, Abb. 15, *Linum catharticum*, Abb. 16). Zu dieser Gruppe gehören *Carex flacca* (Dw, Abb. 14; Lb, Abb. 15), *Daucus carota* (Dw, Lb), *Euphorbia cyparissias* (Lb), *E. verrucosa* (Lb), *Leucanthemum vulgare* (Dw), *Linum catharticum* (Dw; Lb, Abb. 16), *Medicago lupulina* (Lb), *Potentilla neumanniana* (Dw; Lb, Abb. 17) und *Sanguisorba minor* (Lb).

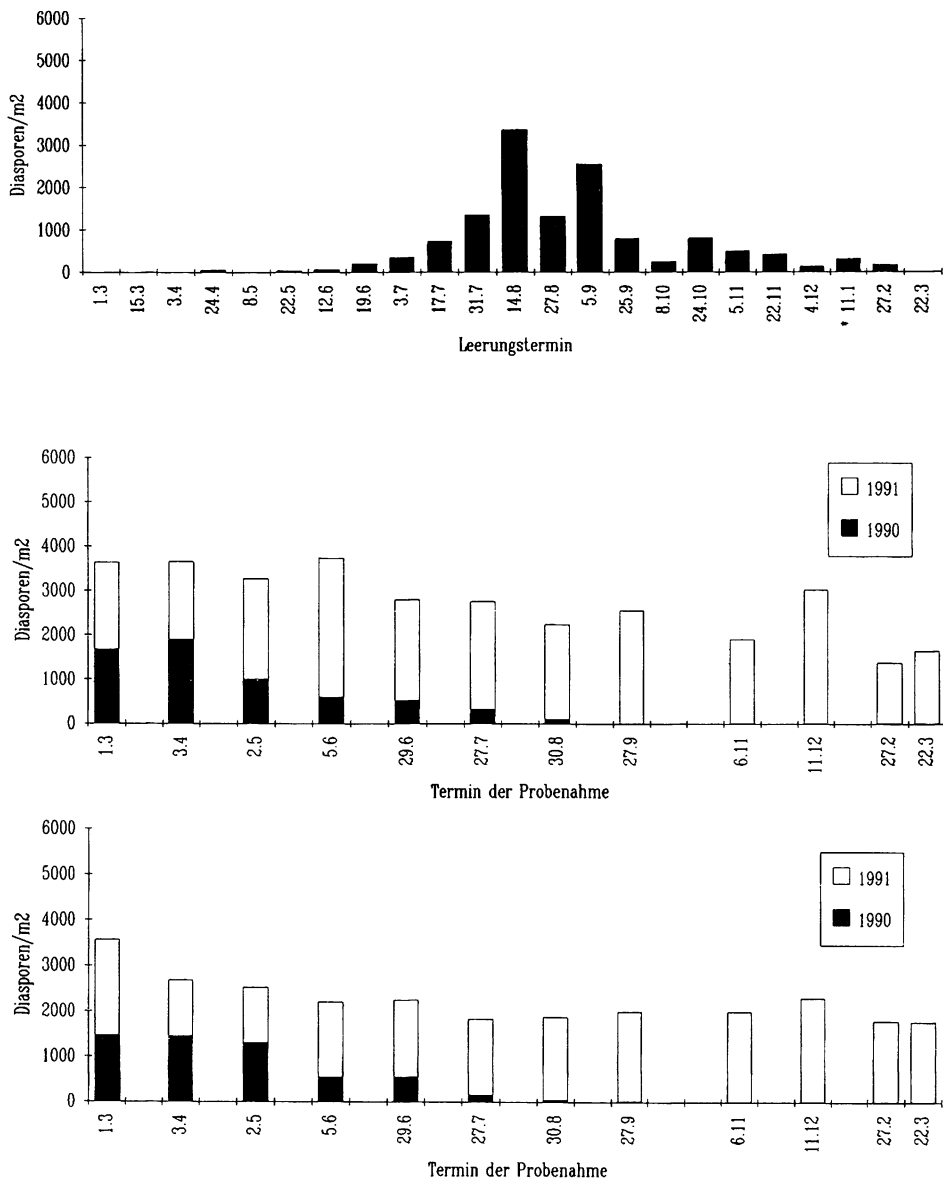


Abb. 2. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) auf dem Standort Leimberg (Legende siehe Abb. 1).

## 4. Diskussion

### 4.1. Zusammensetzung der aktuellen Vegetation, des Diasporenregens und der Diasporenbank

Methodisch ließen die Größe und der Umfang der Stichproben Aussagen über fast die Hälfte der auf den Flächen vorkommenden und sich generativ reproduzierenden Arten zu. Zieht man die aufgrund der gewählten Methodik nicht erfaßten Orchideen ab, sind es auf beiden Flächen etwas mehr als die Hälfte der Arten (vgl. Tab. 2).

Der Diasporenregen und die Diasporenbank der beiden untersuchten Standorte weisen fast nur Arten auf, die in der aktuellen Vegetation der Untersuchungsflächen vertreten sind. Als einzige bestandsfremde Art tritt auf beiden Flächen im Diasporenniederschlag *Betula spec.* auf. In der Diasporenbank des „Dachswiesle“ unterstützt das Vorkommen von *Myosotis arvensis* in der Diasporenbank die Vermutung des früheren Ackerbaus auf der Fläche (vgl. RYSER & GIGON 1985, GRAHAM & HUTCHINGS 1988a, b). Die weiteren, ausschließlich in der Diasporen-

bank vorkommenden Arten könnten in der aktuellen Vegetation von Magerrasen dagegen existieren. Im Untersuchungsjahr tauchten sie aber zumindest nicht in der aktuellen Vegetation auf (*Asperula cynanchica* u. a.). Diese Feststellung gilt auch für die Arten, die am Leimberg ausschließlich in der Diasporenbank vorkommen (*Knautia arvensis*, *Primula veris* u. a.).

Die kumulativen Werte des Diasporenregens sind im Vergleich zu den in der Diasporenbank an den einzelnen Entnahmetermen nachgewiesenen Diasporen im Boden zu gering. Dies hat methodische Gründe, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll (vgl. JACKEL & POSCHLOD, in Vorb.). Wahrscheinlich wurden auch Diasporen aus der Fläche hinaus ausgebreitet oder gefressen.

Die Zahl der keimfähigen Diasporen im Boden läßt sich mit den Angaben anderer Autoren nur über die Anzahl der im Frühjahr entnommenen Proben vergleichen. Sie lag sowohl beim Dachswiesle als auch am Leimberg bei 6000 bis 7000/m<sup>2</sup> (vgl. Abb. 1, 2). Dies entspricht den Werten von FISCHER (1987), der in einem Gentiano-Koelerietum zwischen 3300 und 8900 keimfähige Diasporen/m<sup>2</sup> nachweisen konnte, und von POSCHLOD et al. (1991). Sie fanden zwischen 4000 und 8400 keimfähiger Diasporen/m<sup>2</sup> in beweideten und durch Mahd gepflegten Kalkmagerrasen am Albtrauf der Schwäbischen Alb.

Einige Arten ließen sich aufgrund ihrer geringen Dichte vor allem in ihrer Dynamik des Diasporenregens nicht erfassen bzw. einordnen (vgl. auch Tab. 4). Auch hier korrelierte die Anzahl ausgestreuter Diasporen häufig nicht mit der Anzahl nachweisbarer Diasporen im Boden.

## 4.2. Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank

Die Ergebnisse zeigen bei sehr vielen Arten einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank (Tab. 4, Abb. 3). Dies gilt allerdings meist nur für die obere Schicht, nur bei kleinsamigen Arten kam dies auch in der unteren beprobten Tiefe zum Ausdruck (*Linum catharticum*, vgl. Abb. 16). Dies ist auch für die beiden Standorte, v. a. das Dachswiesle festzustellen (vgl. Abb. 1, 2).

So weisen viele Arten, die in der Diasporenbank ausschließlich in der bzw. am Ende der Vegetationsperiode vorkommen (Gruppe 1a) oder in dieser Zeit zumindest ein Maximum nachweisbarer Diasporen im Boden besitzen (Gruppen 2a, 3a), eine Diasporenausstreu auf, die ihren Höhepunkt im Sommer hat (*Bromus erectus*, Dw, Abb. 4; *Scabiosa columbaria*, Dw, Abb. 8; *Lotus corniculatus*, Abb. 12; *Rhinanthus minor*, Abb. 10 u. a. vgl. Tab. 4).

Die Arten, die ein Maximum nachweisbarer Diasporen

im Boden von Herbst bis Frühjahr aufweisen (Gruppen 1b, 2b, 3b), beginnen ihre Diasporenausstreu meist im späten Sommer oder sogar Herbst und schließen sie häufig erst im Winter ab (*Bromus erectus*, Lb, Abb. 5; *Cirsium acaule*, Lb, Abb. 6; *Leontodon hispidus*, Dw, Lb; *Pimpinella saxifraga*, Abb. 7; *Scabiosa columbaria*, Lb, Abb. 9 u. a., vgl. Tab. 4). Allerdings finden sich hier auch Arten, die ihre Ausstreu im Sommer beginnen bzw. im Herbst abgeschlossen haben, aber ein Maximum nachweisbarer Diasporen im Boden bis zum Frühjahr des nächsten Jahres aufweisen. Die Diasporen dieser Arten oder zumindest ein bestimmter Anteil davon besitzen eine angeborene physiologische (z. B. *Euphrasia rostkoviana*, YEO 1961; *Polygala amarella*, P. comosa, HEUBL 1984) oder physikalische Dormanz (z. B. *Hippocrepis comosa*, POSCHLOD & BEIER in Vorb.) oder andere angeborene Dormanztypen (vgl. BASKIN & BASKIN 1989). Schließlich können auch für die Keimung ungünstige Umweltparameter die Keimung verzögern (erzwungene Dormanz).

Nur die Arten mit einer im Vergleich zur Ausstreu sehr hohen Anzahl von Diasporen im Boden lassen undeutliche Maxima in der Diasporenbank der oberen Bodenschichten erkennen (*Carex flacca*, Abb. 14, 15; *Potentilla neumanniana*, Abb. 17 u. a.). Die Diasporen dieser Arten besitzen z. T. eine ausgeprägte angeborene physiologische Dormanz bzw. es läßt sich durch ungünstige Umweltparameter eine Dormanz erzwingen oder sogar induzieren (vgl. POSCHLOD & BEIER in Vorb.).

Die Einteilung der Diasporenbanktypen entspricht in etwa der von THOMPSON & GRIME (1979). Dabei kann die Gruppe 1a dem Diasporenbanktyp I, Gruppe 1b Typ II, die Gruppen 2 und 3 Typ III und Gruppe 4 Typ IV nach THOMPSON & GRIME (1979) zugeordnet werden. Allerdings wurden zur Interpretation von diesen Autoren vor allem keimungsbiologische (GRIME 1981, GRIME & HILLIER 1981, GRIME et al. 1988, GRIME 1989), aber auch morphologische Charakteristika (THOMPSON 1987) herangezogen (vgl. Teil II dieser Arbeit, POSCHLOD & BEIER in Vorb.).

Schließlich ist eine verlängerte Ausstreu gerade für Arten mit vorübergehender Diasporenbank und ohne Dormanz eine Strategie, wenigstens für einige Diasporen sofort nach dem Abfall geeignete Keimungsbedingungen zu finden und damit die Chance einer Etablierung zu erhöhen. Auch ist das langfristige Überdauern von Diasporen im Blütenstand über der Erde ein Schutz vor Fraß (VOGL 1973) oder vor Verschleppung durch bodenbewohnende Tierarten (LEUTERT 1983, TRAUTNER et al. 1988), was gerade für die Arten mit vorübergehender Diasporenbank von überlebenswichtiger Bedeutung sein kann.

Diese oben gemachten Feststellungen gelten auch für die in die Gruppen 2 und 3 eingeordneten Arten, die bezüglich ihrer Diasporenbankdynamik in etwa dem

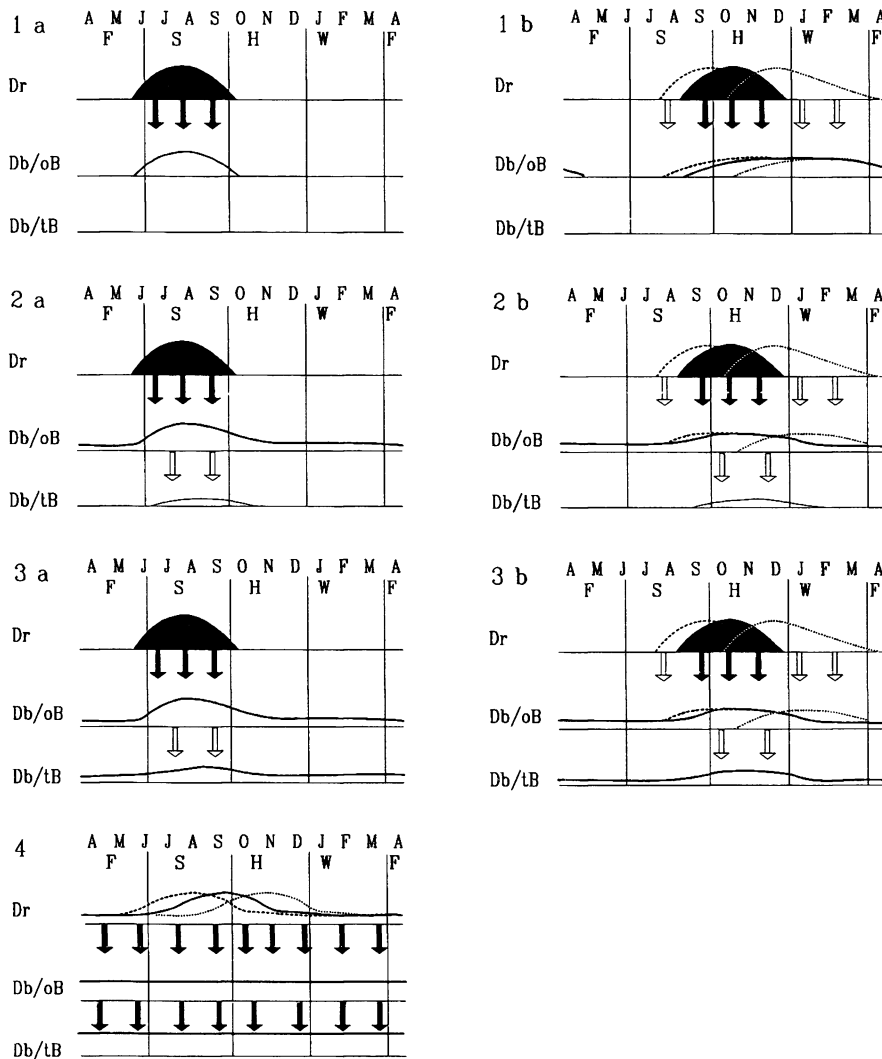


Abb. 3. Schematische Darstellung der verschiedenen Diasporenbanktypen aufgrund der jahreszeitlichen Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank oberer und tieferer Bodenschichten.

Abszisse – oben Monate, unten Jahreszeiten; Ordinate – Dr = Diasporenregen; Db/oB = Diasporenbank obere Bodenschichten, Db/uB = Diasporenbank untere Bodenschichten.

Typ 1a – Arten mit Ausstreu während der Vegetationsperiode, Diasporen ohne angeborene Dormanz und nur in den oberen Bodenschichten; Dauerhaftigkeit: vorübergehend (< 1 Jahr); z. B.: *Briza media*, *Bromus erectus*.

Typ 1b – Arten mit Ausstreu während der Vegetationsperiode, Diasporen mit angeborener Dormanz (gestrichelte, durchgezogene Linie; z. B.: *Polygala amarella*, *P. comosa*); Arten mit Ausstreu am Ende der Vegetationsperiode bzw. bis Winter/Frühjahr, Diasporen ohne oder mit angeborener Dormanz (gepunktete Linien; z. B.: *Carlina vulgaris*, *Cirsium acaule*; *Pimpinella saxifraga*); nur in den oberen Bodenschichten; Dauerhaftigkeit: vorübergehend (< 1 Jahr).

Typ 2a – Arten mit Ausstreu während der Vegetationsperiode, Diasporen ohne angeborene Dormanz und fast nur in den oberen Bodenschichten; Dauerhaftigkeit: vorübergehend (1–2 Jahre); z. B.: *Scabiosa columbaria*.

Typ 2b – Arten mit Ausstreu während der Vegetationsperiode, Diasporen mit angeborener Dormanz (gestrichelte, durchgezogene Linie; z. B.: *Euphrasia rostkoviana*); Arten mit Ausstreu am Ende der Vegetationsperiode bzw. bis Winter/Frühjahr, Diasporen ohne oder mit angeborener Dormanz (gepunktete Linie; z. B.: *Asperula cynanchica*); fast nur in den oberen Bodenschichten; Dauerhaftigkeit: vorübergehend (1–2 Jahre).

Typ 3a – Arten mit Ausstreu während der Vegetationsperiode, Diasporen ohne oder zu hohen Anteilen ohne angeborene Dormanz, aber Dormanz durch ungünstige Umweltfaktoren zu erzwingen; hohe Diasporenanzahl in den oberen Bodenschichten, geringere Anzahl in den tieferen Bodenschichten; Dauerhaftigkeit: dauerhaft (mehrere Jahre bis mehrere Jahrzehnte); z. B.: *Lotus corniculatus*, *Ranunculus bulbosus*.

Diasporenbanktyp III von THOMPSON & GRIME (1979) entsprechen.

Deutlich wird die Diasporenbankdynamik auch durch die Tiefenverteilung der Diasporen im Boden. So lassen sich gerade bei den ersten zwei Gruppen fast ausschließlich nur in den obersten zwei Zentimetern keimfähige Diasporen nachweisen. Dies kann einmal als deutliches Merkmal für die extreme Kurzlebigkeit von Diasporen gewertet werden, aber auch damit erklärt werden, daß die Diasporen wegen ihrer Größe, Fraß o. ä. nicht in die Tiefe verlagert werden (vgl. THOMPSON 1987).

Auch die höhere Anzahl der Diasporen der Arten der Gruppen 3 in der oberen Schicht im Vergleich zu den Arten der Gruppe 4 lassen vermuten, daß erstere Arten im Vergleich kurzlebiger als letztere sind. So nimmt BAKKER (1989) das Verhältnis der Diasporenzahlen des Oberbodens (0–2 cm) zu denen des Unterbodens (2–6 cm) als Maß für die Langlebigkeit von Diasporen.

#### 4.3. Langlebigkeit der Diasporen

Nehmen wir die hier gemachte Typisierung der Diasporenbank als Maß für die Dauerhaftigkeit (Lebensdauer; s. 4.2., vgl. BAKKER 1989), so dürfte die Diasporenbank der Arten des Typs 1 weniger als 1 Jahr, der Arten des Typs 2 ca. ein bis zwei Jahre, des Typs 3 mehrere Jahre (dauerhafte Diasporenbank, vgl. persistent seed bank i. S. v. BAKKER et al. 1991) und des Typs 4 mehrere Jahrzehnte (sehr dauerhafte Diasporenbank, vgl. permanent seed bank i. S. v. BAKKER et al. 1991) im Boden überlebensfähig sein (vgl. Abb. 3, Tab. 5).

Welche Faktoren für die Kurzlebigkeit der Diasporen der Arten der Gruppe 2 ausschlaggebend sind, kann hier nur vermutet werden. Für die halbparasitische Gattung *Melampyrum* wies MATTHIES (1991) nach, daß die Diasporen spätestens nach zwei Jahren Lagerung vollständig ihre Keimfähigkeit verloren hatten. In der Gruppe 2 sind mit *Euphrasia rostkoviana* und *Rhinanthus minor* zwei halbparasitische Scrophulariaceen vertreten.

Vergleichen wir diese Ergebnisse mit denen von POSCHLOD et al. (1991), so kommen alle Arten des Typs 4 noch Jahrzehnte nach Brachfällen oder Aufforstung

von Kalkmagerrasenstandorten als keimfähige Diasporen im Boden vor, obwohl sie in der aktuellen oberirdischen Vegetation nicht vertreten sind (vgl. Tab. 5). Dies gilt aber auch für eine Art des Typs 2 (*Scabiosa columbaria*) und einige Arten des Typs 3 (*Buphthalmum salicifolium*, *Medicago lupulina*, *Ranunculus bulbosus*, *Thymus pulegioides*). Das bedeutet, daß die Typisierung der jahreszeitlichen Dynamik v. a. im Falle des Typs 3 Aussagen über die Dauerhaftigkeit nur im Vergleich mit o. g. Untersuchungen (POSCHLOD et al. 1991) oder langfristigen Vergrabungsexperimenten (TOOLE & BROWN 1946, KIVILAAINEN & BANDURSKI 1981) zuläßt. So überleben nach TOOLE & BROWN (1946) vergrabene Diasporen von *Leucanthemum vulgare* länger als 20 Jahre und solche von *Plantago lanceolata* länger als 15 Jahre. Auch andere Autoren unterstreichen die Dauerhaftigkeit der Diasporenbank einiger hier untersuchter Arten (vgl. Tab. 5).

#### 4.4. Unterschiede in der Dynamik des Diasporenregens und der Dynamik bzw. Dauerhaftigkeit der Diasporenbank der Populationen der beiden Standorte

Der Vergleich der Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank zeigt nur bei einigen Arten Unterschiede auf den beiden Standorten. Dies gilt v. a. für den Diasporenregen, hinsichtlich dessen jahreszeitlicher Verteilung, abgesehen von der Beeinflussung durch die Mahd, acht Arten deutliche Verschiebungen aufwiesen (s. 3.1., Tab. 3; vgl. Abb. 8, 9). Wahrscheinlich wurden auf dem „Dachswiesle“ durch die mindestens jahrzehnte-, wenn nicht jahrhundertelange Mahd im August frühblühende und -fruchtende Populationen herausselektiert. PATZKE (1990) erwähnt unterschiedliche Blühsippen von Magerasenarten, geht dabei aber nur aus systematischen Gründen darauf ein.

Unterschiede in der zeitlichen Dynamik der Diasporenbank einer Art entstehen vor allem durch eine zeitlich verschobene Dynamik des Diasporenregens (vgl. Tab. 5). Deutlich wird dies vor allem bei *Bromus erectus* (Abb. 4.5), *Plantago lanceolata*, *P. media* und *Scabiosa*

---

Typ 3b – Arten mit Ausstreu während der Vegetationsperiode, Diasporen mit angeborener Dormanz (gestrichelte, durchgezogene Linie), Dormanz durch ungünstige Umweltfaktoren zu erzwingen; Arten mit Austreu am Ende der Vegetationsperiode bzw. bis Winter/Frühjahr, Diasporen ohne oder mit angeborener Dormanz (gepunktete Linie; z. B. *Plantago media*), Diasporen durch ungünstige Umweltfaktoren zu erzwingen; hohe Diasporenanzahl in den oberen Bodenschichten, geringere Anzahl in den tieferen Bodenschichten; Dauerhaftigkeit: dauerhaft (mehrere Jahre bis mehrere Jahrzehnte).

Typ 4 – Arten mit Ausstreu während der Vegetationsperiode oder bis ins Frühjahr, Diasporen ohne oder mit angeborener Dormanz, Dormanz durch ungünstige Umweltfaktoren zu erzwingen oder zu induzieren; hohe Diasporenanzahl vor allem in den unteren Bodenschichten; Dauerhaftigkeit dauerhaft (mehrere Jahrzehnte); z. B.: *Carex flacca*, *Linum catharticum*. Hier sind auch die Arten mit einer großen Diasporenbank einzuordnen, die entweder nur in geringer Dichte oder gar nicht in der aktuellen Vegetation vertreten sind; z. B.: *Potentilla neumanniana*.

Tabelle 5: Einteilung der Arten nach ihrem Diasporenbanktyp.

Dbtyp – Diaporenbanktyp, Dw – Dachswiesle, Lb – Leimberg; \* – Diasporenbanktyp dieser Art konnte auf diesem Standort nicht definiert werden; Dh – Dauerhaftigkeit, v – vorübergehend (< 1 Jahr bzw. 1–2 Jahre); dh – dauerhaft, m.J. – mehrere Jahre, m. Jz. – mehrere Jahrzehnte.

Dbtyp n. GRIME et al. (1988) – Diasporenbanktyp nach GRIME et al. (1988); gA – gleiche Art; gG – gleiche Gattung, wo keine Angabe über entsprechende Art; <sup>1</sup> – Angabe von GRIME et al. (1988) für *Euphrasia officinalis* agg. (vgl. ROTHMALER 1986); Dh nach anderen Autoren – Dauerhaftigkeit nach anderen Autoren: A – DONELAN & THOMPSON 1980, B – DURING et al. 1985, C – KELLY 1989, D – ODUM 1978, E – PFADENHAUER & MAAS 1987, F – POSCHLOD et al. 1991, G – ROBERTS 1986, H – ROBERTS & FEAST 1972, I – SCHENKEVELD & VERKAAR 1984, J – TOOLE & BROWN 1946.

Artname	Dbtyp		Dbtyp nach GRIME et al. 1988		Dh	Dh nach anderen Autoren (s. o.)
	Dw	Lb	gA	gG		
<i>Briza media</i>	1a	1a	1		v (< 1 J.)	
<i>Festus ovina</i>	*	1a	1		v (< 1 J.)	
<i>Bromus erectus</i>	1a	1b	1		v (< 1 J.)	
<i>Centaurea jacea</i>	1a	1b	–	?2 ( <i>C. scabiosa</i> )	v (< 1 J.)	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	*	1b	?2		v (< 1 J.)	
<i>Carlina vulgaris</i>	–	1b	?		v (< 1 J.)	
<i>Cirsium acaule</i>	*	1b	–	1 ( <i>C. vulg.</i> ), ?3 ( <i>C. arv.</i> , <i>C. pal</i> )	v (< 1 J.)	
<i>Leontodon hispidus</i>	1b	1b	?3		v (< 1 J.)	
<i>Pimpinella saxifraga</i>	–	1b	2		v (< 1 J.)	
<i>Polygala amarella</i>	1b	1b	–	?2 ( <i>P. serpyllifolia</i> , <i>P. vulgaris</i> )	v (< 1 J.)	
<i>Polygala comosa</i>	1b	1b	–	?2 ( <i>P. serpyllifolia</i> , <i>P. vulgaris</i> )	v (< 1 J.)	
<i>Rhinanthus glacialis</i>	–	1b	–	2 ( <i>R. minor</i> )	v (< 1 J.)	
<i>Scabiosa columbaria</i>	2a	2b	?2		v (1–2 J.)	?m. Jz. (B, F)
<i>Rhinanthus minor</i>	2a	–	2		v (1–2 J.)	
<i>Asperula cynanchica</i>	–	2b	–		v (1–2 J.)	
<i>Campanula rotundifolia</i>	*	2b	3/4	v (1–2 J.)		
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	*	2b	2 <sup>1</sup>		v (1–2 J.)	< 1 J. (B, C)
<i>Plantago lanceolata</i>	3a	2b	3		v/dh (1–m. J.)	m. J. – Jz. (J)
<i>Lotus corniculatus</i>	3a	3a	?3		dh (m. J.)	
<i>Primula veris</i>	3a	–	?	?3 ( <i>P. vulgaris</i> )	dh (m. J.)	
<i>Ranunculus bulbosus</i>	3a	3a	3		dh (m. J.)	m. Jz. (F)
<i>Plantago media</i>	3a	3b	–	3 ( <i>P. lanceolata</i> ), 4 ( <i>P. major</i> )	dh (m. J.)	?m. Jz. (F)
<i>Bupthalmum salicifolium</i>	*	3b	–		dh (m. J.)	m. Jz. (F)
<i>Hippocrepis comosa</i>	*	3b	–		dh (m. J.)	
<i>Parnassia palustris</i>	–	3b	–		dh (m. J.)	m. Jz. (E)
<i>Prunella grandiflora</i>	3b	*	–	?3 ( <i>P. vulgaris</i> )	dh (m. J.)	
<i>Thymus pulegioides</i>	*	3b	–	4 ( <i>T. praecox</i> )	dh (m. J.)	?m. Jz. (F)
<i>Medicago lupulina</i>	3a	4	4		dh (m. J. – Jz.)	m. Jz. (D, F, H)
<i>Leucanthemum vulgare</i>	4	3a	3		dh (m. J. – Jz.)	m. Jz. (F, G)
<i>Carex flacca</i>	4	4	?3/4		dh (m. Jz.)	m. Jz. (A, F)
<i>Daucus carota</i>	4	4	3		dh (m. Jz.)	m. Jz. (B, F, G, I)
<i>Euphorbia cyparissias</i>	–	4	–	4 ( <i>E. helioscopia</i> , <i>E. peplus</i> )	dh (m. Jz.)	m. Jz. (F)
<i>Euphorbia verrucosa</i>	–	4	–	4 ( <i>E. helioscopia</i> , <i>E. peplus</i> )	dh (m. Jz.)	
<i>Linum catharticum</i>	4	4	3/4		dh (m. Jz.)	1–2 J. (B, I), m. Jz. (F, G)
<i>Potentilla neumanniana</i>	4	4	–	4 ( <i>P. erecta</i> )	dh (m. Jz.)	m. Jz. (F)
<i>Sanguisorba minor</i>	*	4	?		dh (m. Jz.)	m. Jz. (F)

Abb. 4. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Bromus erectus* auf dem Standort „Dachswiesle“.

Diasporenbank: schwarz – Anzahl der im Jahr 1990 aufgelaufenen Keimlinge, weiß – Anzahl der im Jahr 1991 aufgelaufenen Keimlinge

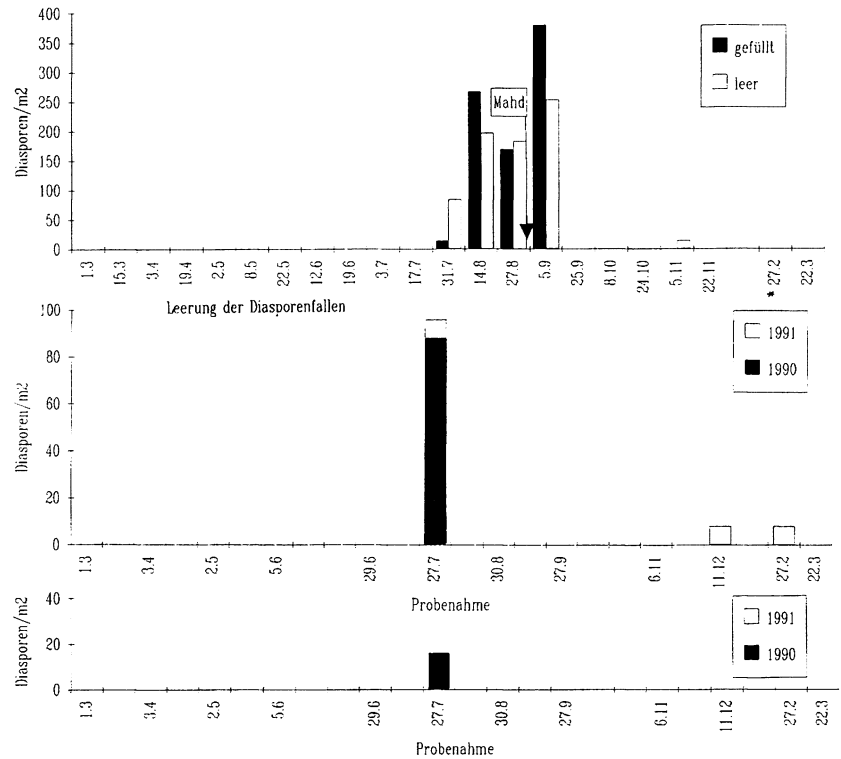
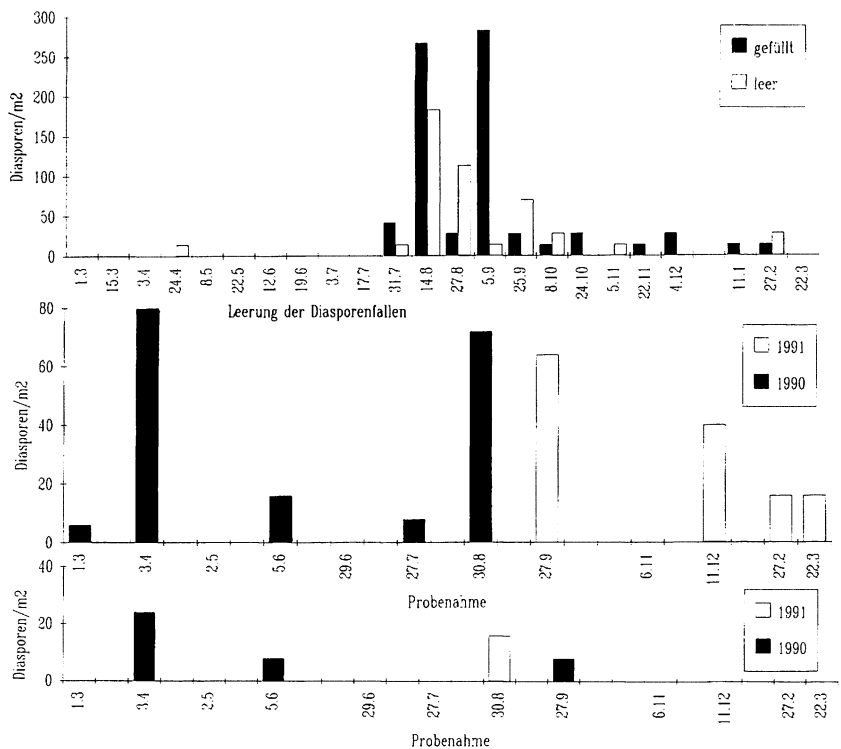


Abb. 5. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Bromus erectus* auf dem Standort „Leimberg“ (Legende siehe Abb. 4).



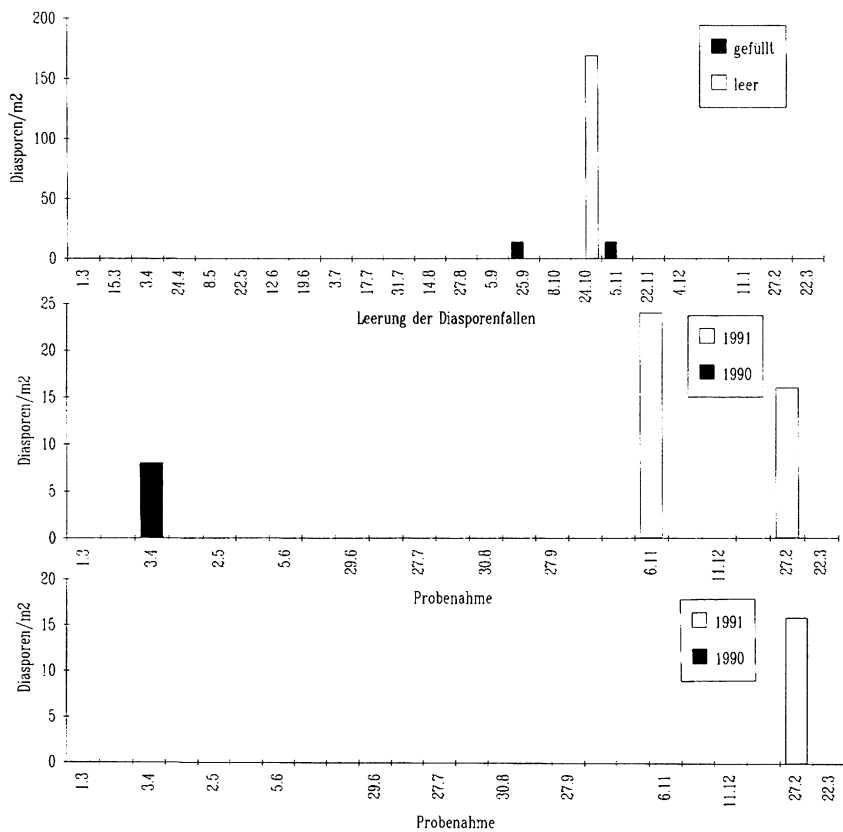


Abb. 6. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Cirsium acaule* auf dem Standort „Leimberg“ (Legende siehe Abb. 4).

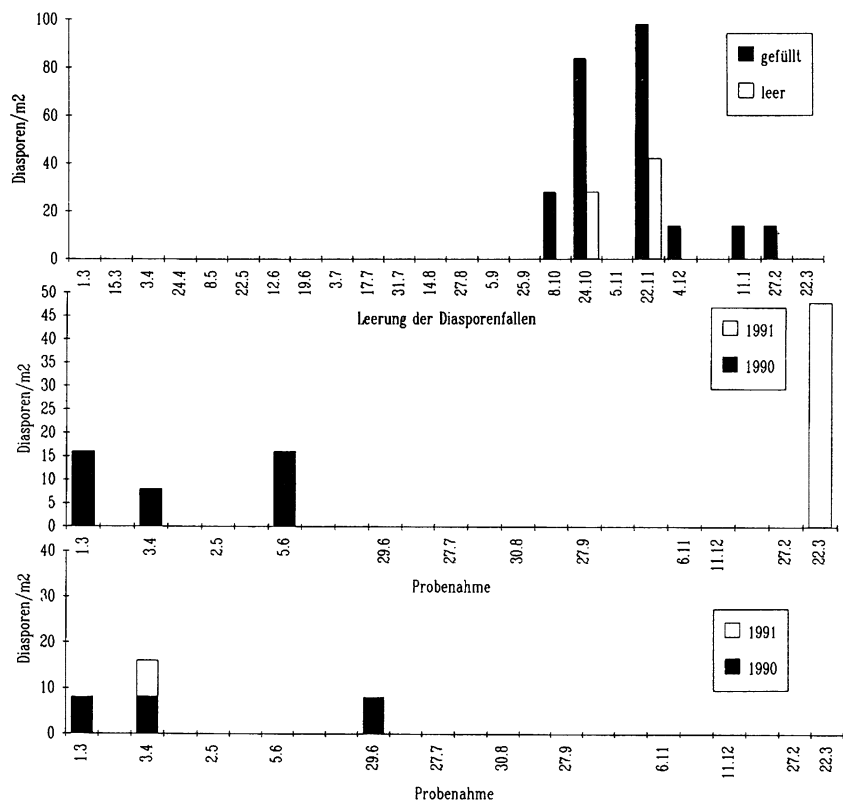


Abb. 7. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Pimpinella saxifraga* auf dem Standort „Leimberg“ (Legende siehe Abb. 4).



Abb. 8. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Scabiosa columbaria* auf dem Standort „Dachswiesle“ (Legende siehe Abb. 4).

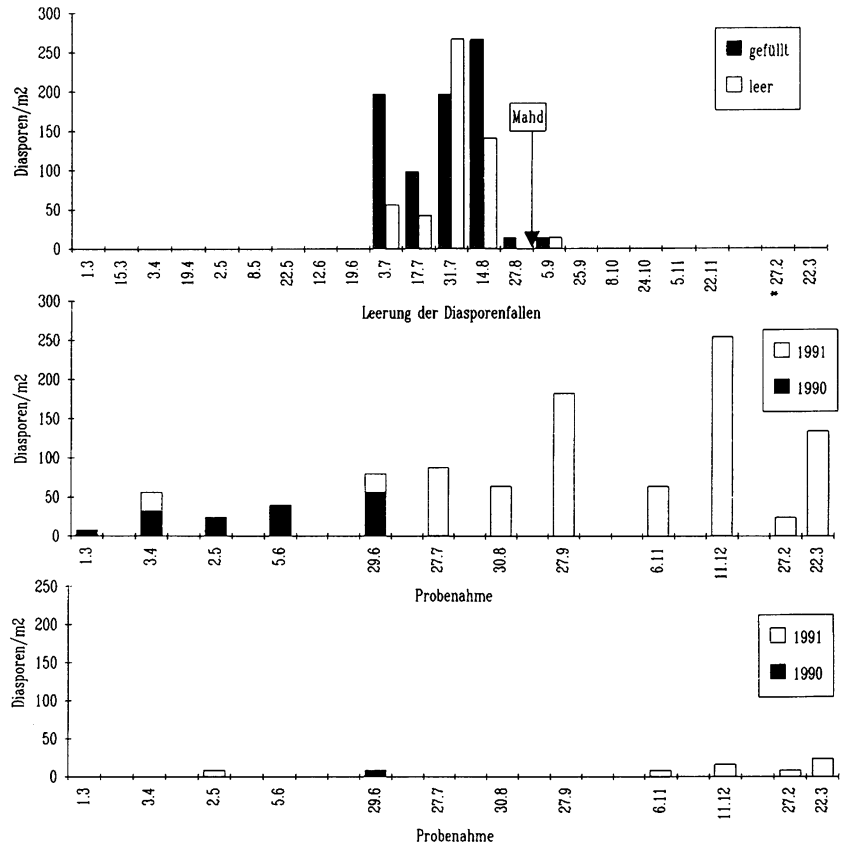
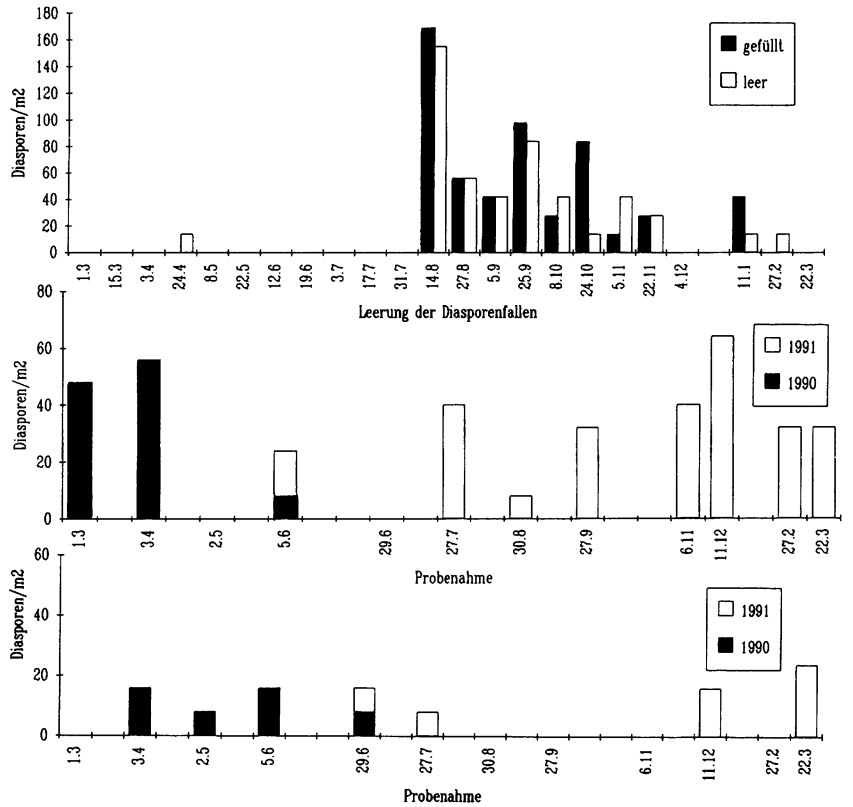


Abb. 9. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Scabiosa columbaria* auf dem Standort „Leimberg“ (Legende siehe Abb. 4).



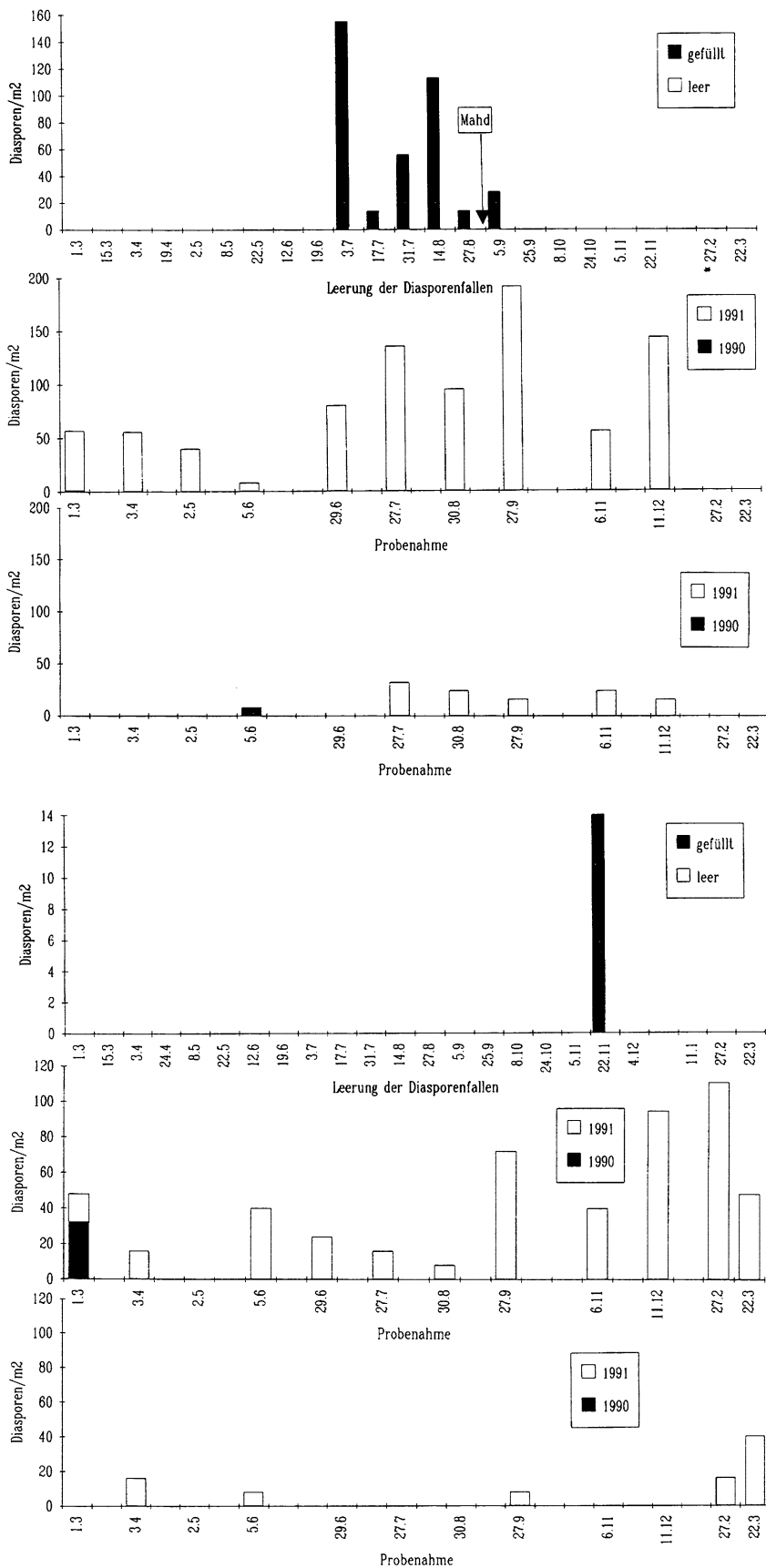
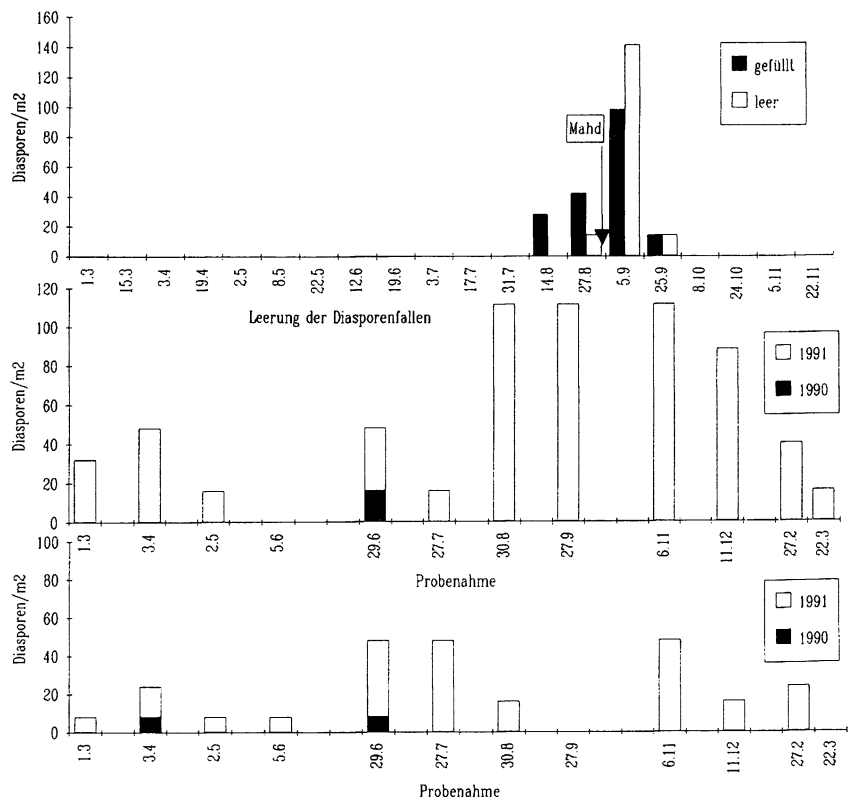
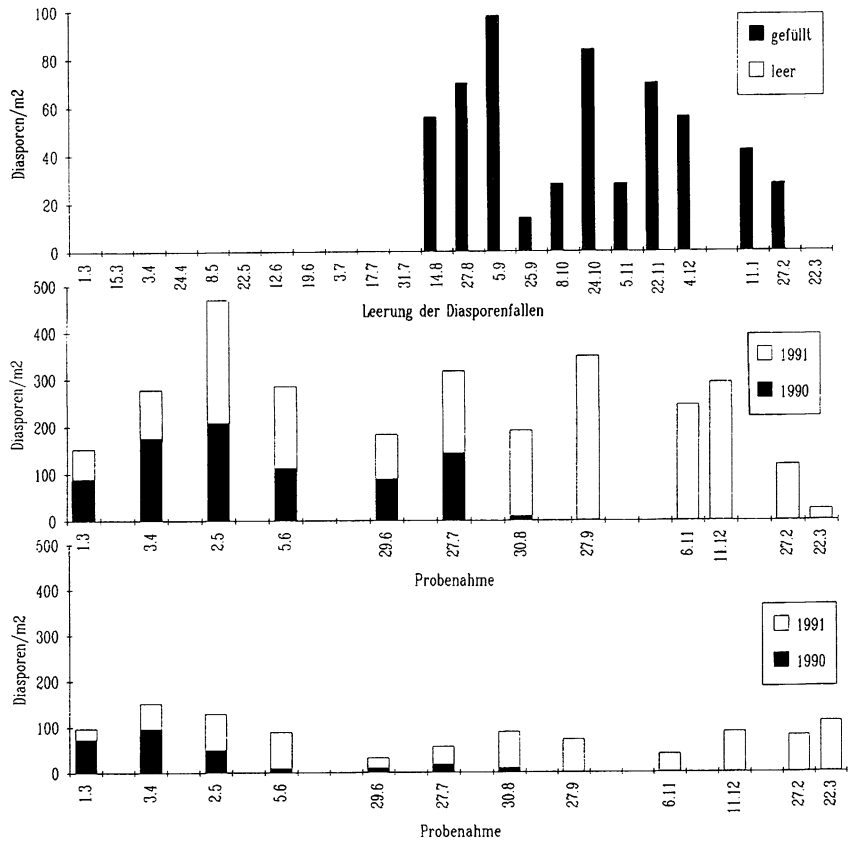


Abb. 10. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Rhinanthus minor* auf dem Standort „Dachswiese“ (Legende siehe Abb. 4).

Abb. 11. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Asperula cynanchica* auf dem Standort „Leimberg“ (Legende siehe Abb. 4).



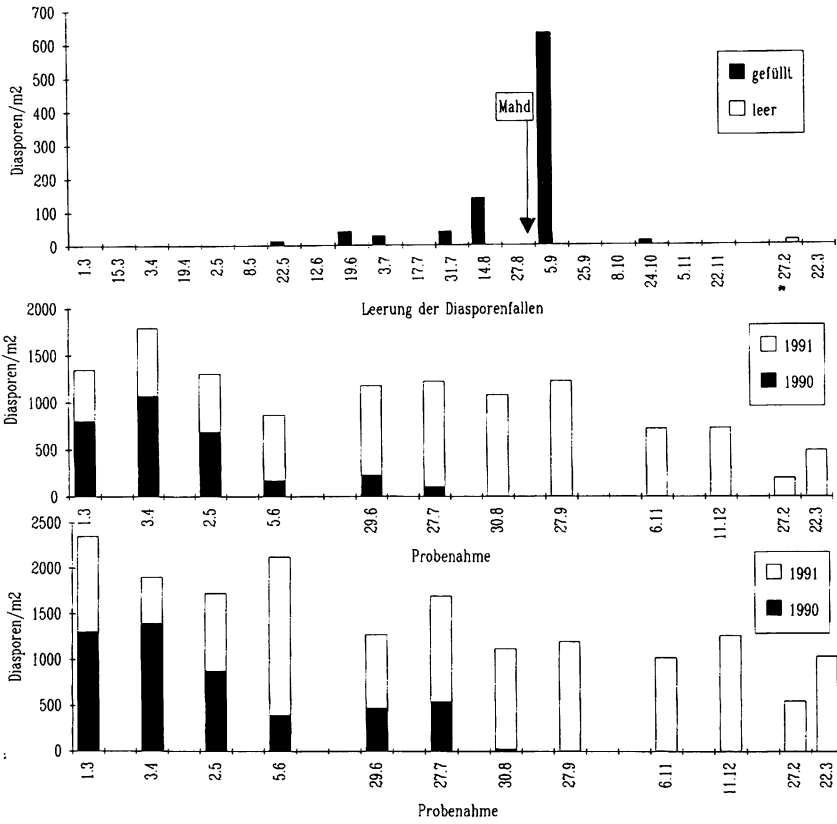


Abb. 14. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Carex flacca* auf dem Standort „Dachswiese“ (Legende siehe Abb. 4).

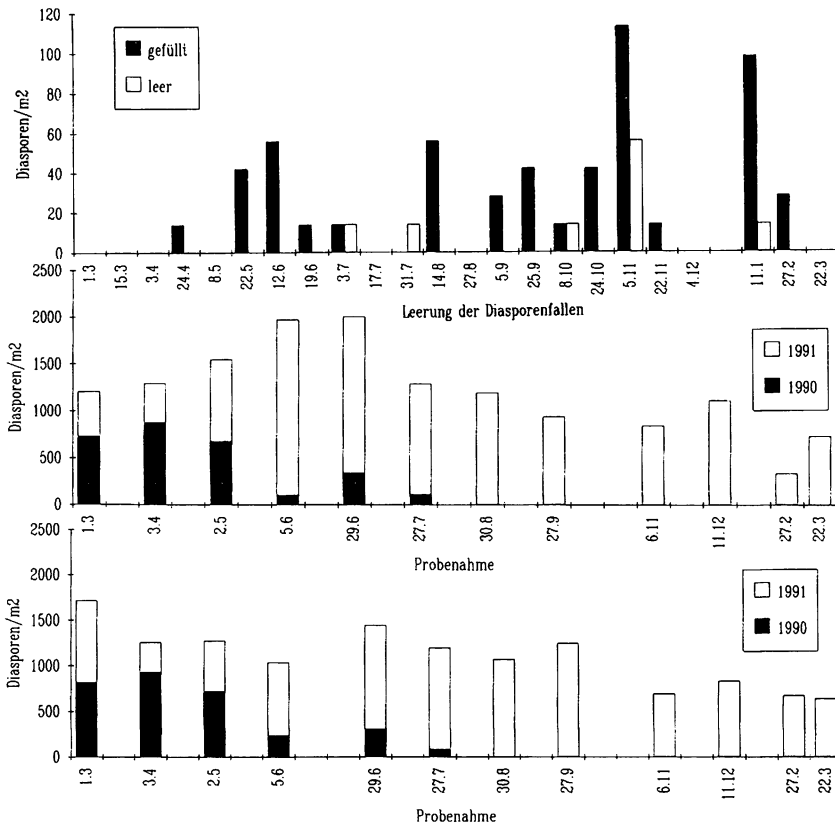
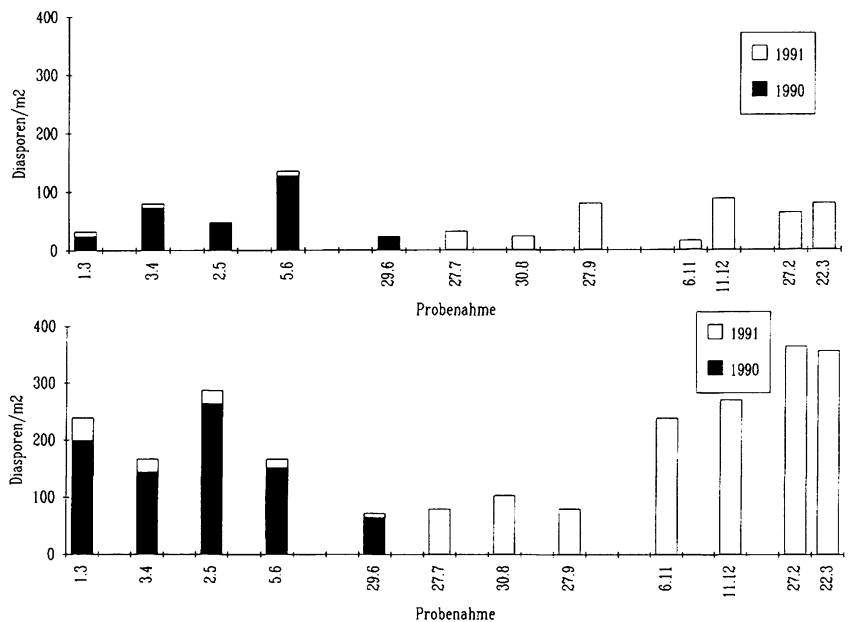
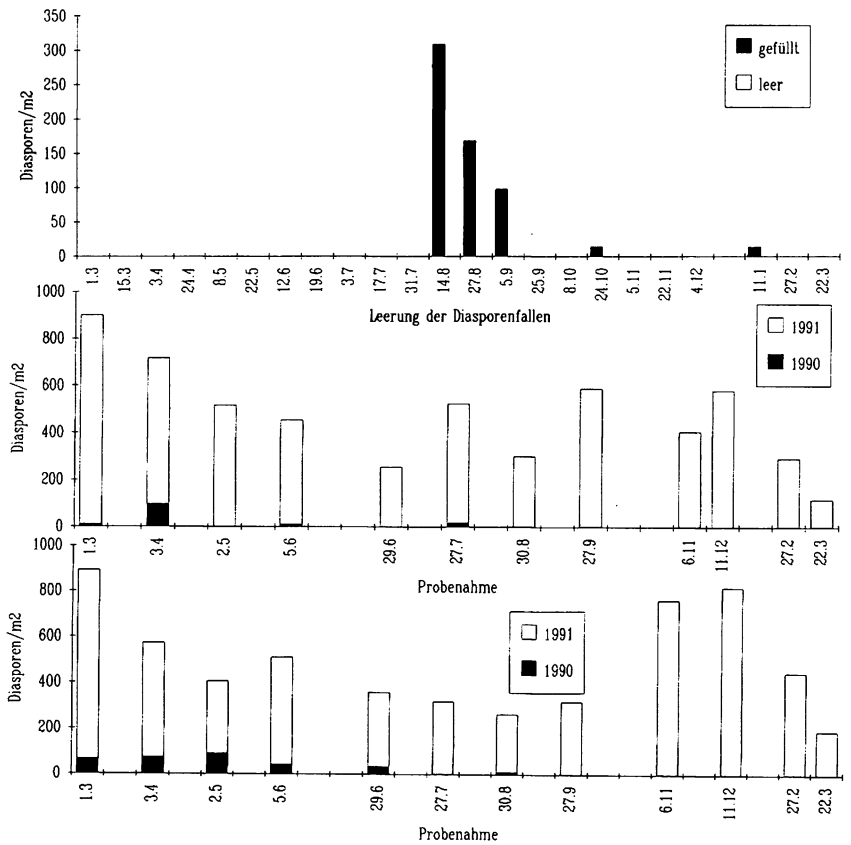


Abb. 15. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens (oben), der Diasporenbank der oberen Bodenschicht (0–2 cm; Mitte) und der tieferen Bodenschicht (2–6,5 cm; unten) von *Carex flacca* auf dem Standort „Leimberg“ (Legende siehe Abb. 4).



columbaria (Abb. 8, 9). Die Diasporen dieser Arten weisen entweder keine oder nur in geringen Anteilen eine angeborene Dormanz auf (POSCHLOD & BEIER in Vorb.).

Unterschiede in der Dauerhaftigkeit der Diasporenbank der verschiedenen Populationen einer Art, die auch durch Unterschiede in der Tiefenverteilung zum Ausdruck kämen, sind in dieser Untersuchung nur bei *Plantago lanceolata* erkennbar. Auch die Angaben von GRIME et al. (1983) über einzelne Arten stimmen meist überein, sogar innerhalb der Gattung (Tab. 5).

Allerdings ist eine genetische Variabilität des Diasporenbanktyps bzw. der Dauerhaftigkeit einer Art nicht auszuschließen (vgl. Tab. 5). So berichten SCHENKEVELD & VERKAAR (1984) und DURING et al. (1985) von einer vorübergehenden Diasporenbank von *Linum catharticum*.

## 5. Zusammenfassung

Auf zwei Kalkmagerrasenstandorten am Trauf der Schwäbischen Alb, dem „Dachswiese“ und dem „Leimberg“, wurde die jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank untersucht.

Das „Dachswiese“ wird seit Jahrzehnten als Einmäher genutzt, die Vegetation entspricht einem Mesobrometum Br. BL. ap. SCHERR. 25. Der „Leimberg“ ist ein ehemaliger Schaftriebweg und ist bis vor kurzem beweidet worden. Die Vegetation ist ein Gentiano-Koelerietum KNAPP 42 ex BORNK. 60.

Auf beiden Standorten sind sowohl im Diasporenregen als auch in der Diasporenbank fast ausschließlich Arten der aktuellen

Auf den von diesen Autoren untersuchten Standorten ist die Art einjährig. ROBERTS (1986) weist darauf hin, daß auf bearbeiteten Böden *Linum catharticum* (hier: zweijährig) dauerhafte Diasporenbanken bildet, wie dies in dieser Untersuchung und von POSCHLOD et al. (1991) nachgewiesen wurde.

Schließlich können aber auch Umweltfaktoren die Dormanz von Diasporen beeinflussen. Wasserstress (PETERS 1982a) oder hohe Temperaturen (PETERS 1982b) erniedrigen die Dormanz von Diasporen während deren Entwicklung. Niedrige Temperaturen erhöhen dagegen die Dormanz (PETERS 1982b). SIMPSON (1990, S. 38) allerdings zeigte, daß Diasporen dormanter und nicht dormanter Genotypen von *Avena fatua* die gleiche Lebensdauer besitzen.

Vegetation vertreten. Die Zahl der keimfähigen Diasporen im Boden lagen im Frühjahr bei 6000 bis 7000/m<sup>2</sup>.

Hinsichtlich der Dynamik des Diasporenregens, der Diasporenbank und der Tiefenverteilung als Maß für die Dauerhaftigkeit konnten vier Gruppen unterschieden werden (Abb. 3, Tab. 5).

Die Populationen gleicher Arten auf beiden Standorten zeigten bezüglich der Gruppen und der Tiefenverteilung als Maß für die Dauerhaftigkeit keine großen Unterschiede. Je nach jahreszeitlicher Dynamik des Diasporenregens auf den beiden Standorten wiesen aber einige Arten entsprechende unterschiedliche Maxima in der Diasporenbank der oberen Bodenschichten auf.

## 6. Literatur

- BAKKER, J. P. (1989): Nature management by grazing and cutting. On the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore former species-rich grassland communities in the Netherlands. *Geobotany* **14**: 400 p.
- BOS, A. F., HOOGVELD, J., & MULLER, H. J. (1991): The role of the seed bank in restoration management of semi-natural grasslands. In: RAVERA, O. (ed.): *Terrestrial and aquatic ecosystems. Perturbation and recovery*. Chichester. 449–454.
- BASKIN, J. M., & BASKIN, C. C. (1989): Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. In: LECK, M. A., PARKER, V. T., & SIMPSON, R. L. (eds.): *Ecology of soil seed banks*. San Diego, 53–66.
- BEIJERINCK, W. (1947): *Zadenatlas der nederlandsche Flora*. Wageningen.
- BERTSCH, K. (1941): Früchte und Samen. Ein Bestimmungsbuch zur Pflanzenkunde der vorgeschichtlichen Zeit. *Handb. d. prakt. Vorgeschichtsforschung* **1**: 247 S. Stuttgart.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): *Pflanzensoziologie*. 3. Aufl. Wien, New York.
- DONELAN, M., & THOMPSON, K. (1980): Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biol. Conserv.* **17**: 297–311.
- DURING, H. J., SCHENKEVELD, A. J., VERKAAR, H. J., & WILLEMS, J. H. (1985): Demography of shortlived forbs in chalk grassland in relation to vegetation structure. In: WHITE, J. (ed.): *The population structure of vegetation*. Dordrecht. 341–367.
- EHRENDORFER, H. (1973): *Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas*. Stuttgart.
- FISCHER, A. (1987): *Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen*. Diss. Bot. **120**: 234 S.
- GRAHAM, D. J., & HUTCHINGS, M. J. (1988a): Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *J. Appl. Ecol.* **25**: 241–252.
- & HUTCHINGS, M. J. (1988b): A field investigation of germination from the seed bank of a chalk grassland ley on former arable land. *J. Appl. Ecol.* **25**: 253–263.
- GRIME, J. P. (1981): The role of seed dormancy in vegetation dynamics. *Ann. Appl. Biol.* **98**: 555–558.
- (1989): Seed banks in ecological perspective. In: LECK, M. A., PARKER, V. T., & SIMPSON, R. E. (eds.): *Ecology of soil seed banks*. San Diego, XV–XXII.
- & HILLIER, S. H. (1991): Predictions based upon the laboratory characteristics of seeds. In: *Annual Report 1981* [Unit of

- comparative plant ecology (NERC), University of Sheffield], Sheffield, England, p. 6.
- HODGSON, J. G., & HUNT, R. (1988): Comparative plant ecology: A functional approach to common British species. London.
- HEUBL, G. R. (1984): Systematische Untersuchungen an mitteleuropäischen *Polygala*-Arten. Mitt. Bot. Staatssamml. München **20**: 205–428.
- JACKEL, A. K., & POSCHLOD, P. (in Vorb.): Der Einfluß der Größe von Diasporenfallen auf die qualitative und quantitative Erfassung des Diasporenregens – ein methodischer Vergleich.
- KELLY, D. (1989): Demography of short-lived plants in chalk grassland. III. Population stability. J. Ecol. **77**: 785–798.
- KIVILÄN, A., & BANDURSKI, R. S. (1981): The one hundred year period for Dr. W. J. Beal's seed viability experiment. Am. J. Bot. **68**: 1290–1292.
- LEUTERT, A. (1983): Einfluß der Feldmaus, *Microtus arvalis* (PALL.) auf die floristische Zusammensetzung von Wiesen-Ökosystemen. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, **79**: 1–126.
- MAAS, D. (1989): Germination characteristics of some plant species from calcareous fens in southern Germany and their implication for the seed bank. Holarctic Ecol. **12**: 337–344.
- MATTERN, H. (1985): Zwei Jahrzehnte Landschaftspflege im Regierungsbezirk Stuttgart (Nordwürttemberg). Veröff. Natursch. Landsch.-pfl. BadWürtt. **59/60**: 7–56.
- MATTHIES, D. (1991): Die Populationsbiologie der annuellen Hemiparasiten *Melampyrum arvense*, *Melampyrum cristatum* und *Melampyrum nemorosum* (Scrophulariaceae). Diss., Ruhr-Univ. Bochum.
- MULLER, F. M. (1978): Seedlings of the North-western European lowland. The Hague.
- ODUM, S. (1978): Dormant seeds in Danish ruderal soils: An experimental study of relations between seed bank and pioneer flora. Horstolm Arboretum, The Royal Veterinary and Agricultural University.
- PATZKE, E. (1990): Das Problem der Identität. Was kartieren wir eigentlich? Flor. Rundbr. **23**(2): 135–140.
- PETERS, N. C. B. (1982a): Production and dormancy of wild oat (*Avena fatua*) seed from plants grown under soil water stress. Ann. Appl. Biol. **100**: 189–196.
- (1982b): The dormancy of wild oat seed (*Avena fatua* L.) from plants grown under various temperature and soil moisture conditions. Weed Res. **22**: 205–212.
- PFADENHAUER, J., & MAAS, D. (1987): Samenpotential in Niedermoorböden des Alpenvorlandes bei Grünlandnutzung unterschiedlicher Intensität. Flora **179**: 85–97.
- POSCHLOD, P. (1991a): Diasporenbanken in Böden – Grundlagen und Bedeutung. In: SCHMID, B., & STÖCKLIN, J. (Hrsg.): Populationsbiologie der Pflanzen. Birkhäuser. 15–35.
- (1991b): Anpassungsfähigkeit von Pflanzen an zeitliche und räumliche Isolationseffekte in unserer Landschaft als zusätzliche Kriterien für die Einstufung ihrer Gefährdung. In: RAHMANN, H., & KOHLER, A. (Hrsg.): Tier- und Artenschutz. 23. Hohenheimer Umwelttagung. Weikersheim. 91–108.
- & BEIER, B. (in Vorb.): Keimungsbiologische und morphologische Untersuchungen an Diasporen von Kalkmagerrasenpflanzen und ihre Bedeutung für die Interpretation der Diasporenbank.
- & HAHN, J. (in Vorb.): Das Schicksal vergrabener Diasporen im Boden – eine vergleichende Studie an Samenpflanzen auf Kalkmagerrasenstandorten.
- DEFFNER, A., BEIER, B., & GRUNICKE, U. (1991): Untersuchungen zur Diasporenbank von Samenpflanzen auf beweideten, brachgefallenen und aufgeforsteten Kalkmagerrasenstandorten. Verh. Ges. Ökol. **20**: 893–904.
- ROBERTS, H. A. (1986): Seed persistence in soil and seasonal emergence in plant species from different habitats. J. Appl. Ecol. **23**: 639–656.
- & FEAST, P. M. (1972): Fate of seeds of some annual weeds in different depths of cultivated and undisturbed soil. Weed Res. **12**: 316–324.
- ROTHMALER, W. (1986): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Band 4 – Kritischer Band. Berlin.
- RYSER, P., GIGON, A. (1985): Influence of seed bank and small mammals on the floristic composition of limestone grassland (Mesobrometum) in Northern Switzerland. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich **52**: 41–52.
- SCHENKEVELD, A. J. M., & VERKAAR, H. J. (1983): The distribution in space and time of viable seeds of some short-lived forbs on two chalk grasslands in S. Limburg. Acta Bot. Neerl. **32**: 244–246.
- & VERKAAR, H. J. (1984): The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: Distribution of germinative seeds and its significance for seedling emergence. J. Biogeogr. **11**: 251–260.
- SIMPSON, G. M. (1990): Seed dormancy in grasses. Cambridge, New York, Melbourne.
- SIMPSON, R. L., LECK, M. A., & PARKER, V. T. (1989): Seed banks: Concepts and methodological issues. In: LECK, M. A., PARKER, V. T., & SIMPSON, R. L. (eds.): Ecology of soil seed banks. San Diego.
- THOMPSON, K. (1987): Seeds and seed banks. New Phytol. **106** (Suppl.): 23–34.
- & GRIME, J. P. (1979): Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. J. Ecol. **67**: 893–921.
- TOOLE, E. H., & BROWN, J. (1946): Final results of the Duvel buried seed experiment. J. Agric. Res. **72**: 201–210.
- TRAUTNER, J., GEISLER, S., & SETTELE, J. (1988): Zur Verbreitung und Ökologie des Laufkäfers *Diachromus germanicus* L. 1758 (Col., Carabidae). Mitt. Entomol. Ver. Stuttgart **23**: 86–104.
- URBANSKA, K. M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. Stuttgart, Jena.
- VAN DER VALK, A. G., & PEDERSON, R. L. (1989): Seed banks and the management and restoration of natural vegetation. In: LECK, M. A., PARKER, V. T., & SIMPSON, R. L. (eds.): Ecology of soil seed banks. San Diego. 329–346.
- VOGL, R. J. (1973): Ecology of knobcone pine in the Santa Ana Mountains, California. Ecol. Monogr. **43**: 125–143.
- YEO, P. F. (1961): Germination, seedlings and the formation of haustoria in *Euphrasia*. Watsonia **5**: 11–22.